



Hétérogénéité de la végétation et du pâturage : conséquences fonctionnelles en prairies naturelles

Nicolas Rossignol

► To cite this version:

Nicolas Rossignol. Hétérogénéité de la végétation et du pâturage : conséquences fonctionnelles en prairies naturelles. Ecologie, Environnement. Université Rennes 1, 2006. Français. NNT : . tel-00520859

HAL Id: tel-00520859

<https://theses.hal.science/tel-00520859>

Submitted on 24 Sep 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° Ordre : 3502
de la thèse

THÈSE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Pour obtenir

Le grade de : **DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1**

Mention : Biologie

PAR

Nicolas ROSSIGNOL

Équipe d'accueil : Dynamique des Communautés, UMR CNRS 6553 'ECOBIO'

École doctorale : Vie, Agronomie, Santé

Composante universitaire : UFR SVE

HÉTÉROGÉNÉITÉ DE LA VÉGÉTATION ET DU PÂTURAGE : CONSÉQUENCES FONCTIONNELLES EN PRAIRIE NATURELLE

Soutenue le 12 décembre 2006 devant la commission d'examen

COMPOSITION DU JURY :

Paul LEADLEY

Jean-François SOUSSANA

Philippe CHOLER

Claire de MAZANCOURT

Anne BONIS

Jan-Bernard BOUZILLÉ

Professeur – Université Paris Sud

Directeur de Recherche – INRA Clermont-Ferrand

Maître de Conférence – Université Grenoble 1

Assistant Professor – McGill University, Canada

Chargée de Recherche – Université de Rennes 1

Professeur – Université de Rennes 1

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examinatrice

Co-Directrice de thèse

Directeur de thèse

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu Jan-Bernard Bouzillé et Anne Bonis qui m'ont proposé ce sujet et ont accepté de m'encadrer tout au long de ce travail. Je n'aurais pu réaliser cette thèse sans leur confiance et leurs conseils. Je tiens également à remercier l'ensemble des membres de l'équipe 'Dynamique des Communautés' (Françoise Forgeard, Françoise Rozé, Bernard Clément, Ahmed Aidoud, et Cendrine Mony) pour leur accueil ainsi que leurs nombreux conseils concernant la recherche et les enseignements. Je remercie sincèrement Jean-François Soussana, Paul Leadley, Claire de Mazancourt et Philippe Choler d'avoir accepté de lire et juger ce travail.

Merci à Greg, mon 'grand frère de thèse' qui a su patiemment me transmettre ses connaissances sur l'écologie prairiale et surtout sa science des 'patchs' ! (Les romans de S-F que je t'empruntais me changeait de la 'science-tout-court' !)

Ce travail n'aurait jamais pu être possible sans le soutien et la collaboration du PIMP. En particulier, je souhaite remercier ici Didier Naudon ainsi que Sébastien Cosson pour leur disponibilité. Mes différents dispositifs placés sur la prairie auraient difficilement pu être maintenus sans leur aide.

Durant toute cette thèse, j'ai pu compter sur Vincent et Armel. Notre bureau commun aura été un lieu privilégié où discuter des différents problèmes techniques que soulevaient nos thèses respectives mais aussi de nos découragements passagers et de nos espoirs. Ce bureau n'aura jamais été ni vraiment silencieux, ni vraiment bien ordonné... c'est ce qui faisait son charme !. Merci à tous les amis qui n'ont pas eu peur de venir expérimenter l'ambiance de ce bureau : Geoffrey, Aline, Cécile, Arnaud, Raphaël, Sandrine, Benoit.

Merci à Nathalie Josselin et Marie Paule Briant pour leur aide et leur disponibilité au centre d'analyses physico-chimiques malgré les quantités de terre et de boue que j'ai pu y amener.

Cette thèse a nécessité un effort important d'échantillonnage sur le terrain par tous les temps, les pieds dans l'eau ou au sec. Merci à toutes les personnes qui m'ont aidé à creuser, couper, dénombrer... : Anthony, Aurélie, Baptiste, Gaëlle, Jaoua, Magalie, Patrick, et Stéphane.

Merci à mes parents et à mes frangines pour leur compréhension et leur soutien. Mention spéciale à tous mes amis d'enfance qui ont toujours tenu à me faire parler de mon travail durant nos réunions d'anciens combattants (ça c'est de l'abnégation !)

Enfin, merci à Emmanuelle qui partage ma vie et a su supporter mes sautes d'humeurs durant la rédaction de cette thèse !

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1
PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL	17
CHAPITRE I : CARACTERISATION D'UN GRADIENT SPATIAL D'INTENSITE DE PATURAGE	31
CHAPITRE II : CONSEQUENCE DU PATRON DE PATURAGE ET DE LA STRUCTURE DE VEGETATION SUR LES VARIATIONS SPATIALES DE LA MINERALISATION NETTE DE L'AZOTE	53
CHAPITRE III : RELATIONS ENTRE L'INTENSITE DE PATURAGE, LA PRODUCTION PRIMAIRE ET LES PROCESSUS DU SOL	75
CHAPITRE IV : INFLUENCE DE LA QUANTITE ET DE LA QUALITE DE LA LITIERE VEGETALE SUR LES PROCESSUS DU SOL	103
CHAPITRE V : INFLUENCE DE LA COMPOSITION SPECIFIQUE ET DE LA FREQUENCE DE DEFOLIATION SUR LA REPONSE FONCTIONNELLE DE LA VEGETATION	125
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	155
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	171
LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX	183
TABLE DES MATIERES	189
ABSTRACT	
RESUME	

INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION GENERALE

Les prairies sont des écosystèmes herbacés dominés par des espèces graminéoïdes (i.e. graminées, joncacées, cypéracées) (Coupland, 1993) et présentent la particularité d'être presque toujours des écosystèmes pâturés par des herbivores soit sauvages soit domestiques. On retrouve dans cette catégorie une large gamme d'écosystème (e.g. désertiques, prairiaux, forestiers...) mais les prairies représentent plus des deux tiers de la surface mondiale de ce type d'écosystème (Conant, 2002).

Le pâturage constitue un important facteur de structuration et de fonctionnement des écosystèmes. En particulier, dans un écosystème pâturé, une partie substantielle de la production primaire est consommée par des herbivores. Le rôle des interactions complexes herbivores-plantes-sol dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes constitue une large thématique de recherche en écologie qui soulève des questions de nature à la fois fondamentale et appliquée. Le pâturage conduit ainsi à s'interroger sur les liens entre structure et fonctions des communautés végétales, sur l'impact des espèces végétales sur les processus du sol et, sur la réponse de la végétation au pâturage. Les modifications de végétation causées par le pâturage présentent des conséquences en agronomie, dans la mesure où ces modifications peuvent se répercuter sur la ressource fourragère en terme de quantité et de qualité. Dans le cas de la gestion conservatoire de territoires, l'impact des herbivores sur la structure et le fonctionnement d'un système peut servir à maintenir la structure de l'écosystème, et les herbivores sont de ce fait souvent utilisés comme un outil en écologie de la restauration. Ces questions sont particulièrement importantes dans le cas de territoires à vocation multiple de conservation patrimoniale et d'exploitation agricole tels que le Parc Interrégional du Marais Poitevin. Sur ce territoire, le pâturage est un paramètre essentiel au maintien des prairies (Bouzillé, 1992; Amiaud, 1998; Loucougaray, 2003).

1. STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT D'UN ECOSYSTEME PATURE

1.1. Dynamique et structuration des communautés végétales en réponse à un gradient de pâturage

Dans une revue bibliographique relative à l'influence des herbivores sur la dynamique des communautés végétales, Huntly (1991), souligne que les herbivores peuvent significativement

modifier la structure et la composition des communautés végétales et montre que les mécanismes mis en œuvre sont extrêmement divers. Ainsi, en prairie humide, le pâturage conduit généralement à un remplacement des espèces pérennes de haute taille par des annuelles avec des formes de vies variées (Noy-Meir *et al.*, 1989; McIntyre *et al.*, 1995; Bullock *et al.*, 2001) ce qui conduit à une végétation plus basse à croissance plus rapide (Hayes et Holl, 2003; Osem *et al.*, 2004). Par contraste, le pâturage sélectif d'espèces riches en azote peut favoriser l'abondance d'espèces peu appétantes, notamment des espèces ligneuses (Pastor *et al.*, 1993; Ritchie *et al.*, 1998; Sirotinak et Huntly, 2000)

Un des aspects caractéristiques du pâturage sur la dynamique de la végétation tient à sa variabilité spatiale et temporelle. Le comportement, notamment alimentaire, des herbivores peut conduire à des patrons de végétation structurés sur le plan spatial et temporel. Réciproquement, les herbivores peuvent répondre à une hétérogénéité de la végétation. Les variations spatiales de l'intensité du pâturage au sein d'un système peuvent contribuer à augmenter l'hétérogénéité de la végétation, lorsque ces variations apparaissent au sein d'une végétation d'origine homogène. A l'inverse, ces variations peuvent diminuer l'hétérogénéité de la végétation en atténuant les différences de structure de végétation pré-existantes (Adler *et al.*, 2001). Cette variabilité de l'intensité du pâturage induit des variations de la composition spécifique (identité et abondance des espèces végétales) et de la diversité spécifique des communautés.

1.2. Liens entre structure et fonctions des organismes

L'impact diversifié des herbivores sur la structure des communautés végétales invite à s'interroger sur les répercussions possibles de telles variations de végétation sur le fonctionnement des écosystèmes. Il existe un large champ d'étude sur les relations entre la structure des communautés et les conséquences fonctionnelles à l'échelle de l'écosystème (Hooper *et al.*, 2005). L'ensemble des études disponibles actuellement dans ce domaine soulignent l'intérêt de lier les études en écologie des communautés et en écologie des écosystèmes afin de comprendre le rôle joué par la biodiversité dans les processus écosystémiques et dans la stabilité des écosystèmes (Loreau, 2000). Différentes expériences de manipulation de la composition spécifique des communautés végétales ont montré l'influence de l'identité et des caractéristiques des espèces végétales sur les processus de l'écosystème (Naeem *et al.*, 1994; Hooper et Vitousek, 1997; 1998). Il ressort clairement que les caractéristiques fonctionnelles des espèces végétales, par exemple leur efficacité d'utilisation de la ressource, la qualité chimique des tissus, la productivité, la fixation

biologique d'azote atmosphérique, influencent fortement les flux de matière et d'énergie du système (Hooper *et al.*, 2005). Ce constat souligne l'importance des notions de groupes fonctionnels (Lavorel *et al.*, 1997; Lavorel et Garnier, 2002) et de diversité fonctionnelle (Diaz et Cabido, 2001; Diaz *et al.*, 2003) des communautés végétales. En conséquence, l'influence du pâturage sur les flux d'éléments et les processus fonctionnels doit être examiné en lien étroit avec la structure des communautés végétales sous l'influence du pâturage.

1.3. Impact du pâturage sur les flux de matière et d'énergie

Le fonctionnement d'un écosystème pâturé est régi par des interactions biotiques complexes entre les herbivores, la végétation et les microorganismes du sol (Fig. 1.1). La croissance et l'activité des microorganismes hétérotrophes décomposeurs du sol dépendent de la qualité et de la quantité des entrées de matière organique en provenance de la végétation. En retour, ces microorganismes peuvent réguler la quantité d'azote minéral disponible pour les plantes et ainsi influencer la production végétale. L'impact des herbivores sur ces flux d'éléments peut intervenir de plusieurs façons (Bakker *et al.*, 2004). L'action du pâturage modifie la qualité et la quantité de la production végétale, de façon directe en induisant une réponse de la végétation à la pression du pâturage, aussi bien que de façon indirecte en modifiant la composition spécifique de la végétation. L'apport de fèces qui se décomposent plus rapidement que la litière végétale constitue une voie rapide de retour de la matière organique au sol. Bakker *et al.* (2004) soulignent que ces différents mécanismes, directs et indirects, sont susceptibles de conduire à des effets contrastés sur la qualité et la quantité des entrées de matière organique vers le sol et par conséquent sur les flux d'éléments à l'échelle du système. Ainsi, par exemple, différentes études ont reporté que la modification de la composition floristique des communautés végétales suite au pâturage pouvait conduire à une augmentation ou une diminution de la qualité de la végétation (Pastor *et al.*, 1993; Olofsson et Oksanen, 2002; Semmartin *et al.*, 2004).

L'impact du pâturage sur la végétation constitue un des moteurs par lequel le pâturage peut présenter un impact fonctionnel sur les écosystèmes (Fig. 1.2A). Dans le cas des modèles mathématiques, Pastor et Cohen (1997) ont montré que, si l'on ne tient pas compte de l'hétérogénéité de la végétation (i.e. des espèces différentes produisant des litières de qualités

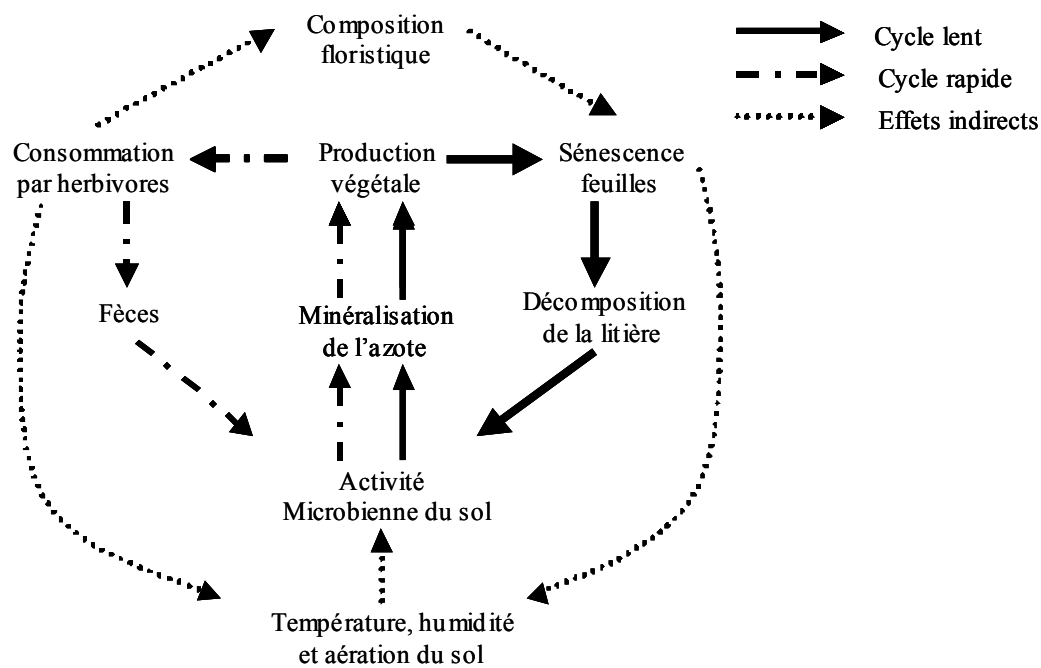


Figure 1.1. Flux d'éléments et effets indirects dans un système pâturé (voie lente via litière ; voie rapide via fèces) d'après Bakker *et al.* (2004).

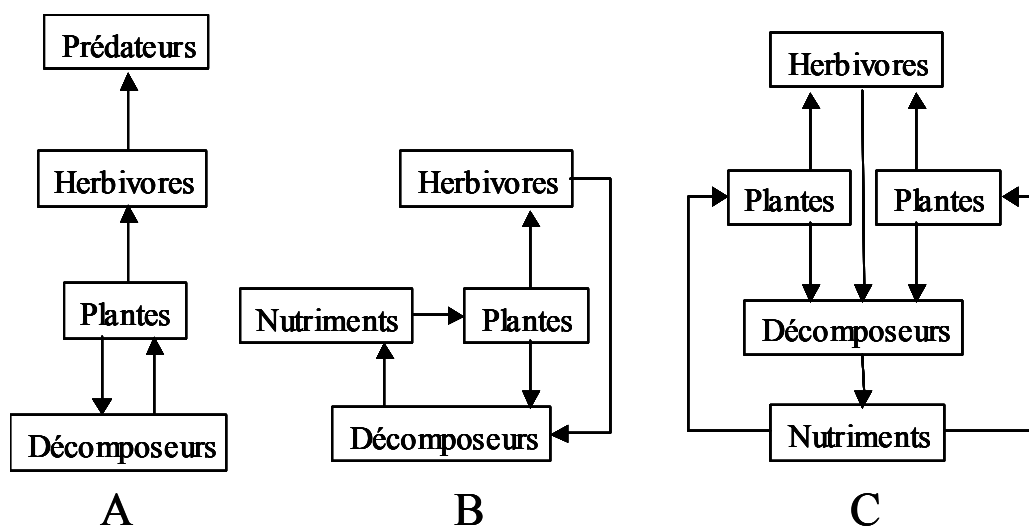


Figure 1.2. Différents modèles concernant le rôle des herbivores, des plantes et des décomposeurs dans le cycle des nutriments d'un écosystème. A. La litière est prise en charge par les décomposeurs mais la production végétale n'est pas contrôlée par le cycle des nutriments via le compartiment de matière organique (Hairston *et al.*, 1960; Oksanen *et al.*, 1981). B. Le rétrocontrôle exercé par les herbivores et les plantes sur le pool de nutriments via les décomposeurs régule la production végétale mais les plantes sont considérées comme un compartiment homogène en ce qui concerne les préférences alimentaires des herbivores, le prélèvements des nutriments et le taux de décomposition (Loreau, 1995). C. Les espèces végétales ont des taux de décomposition différents et les herbivores ont des préférences alimentaires différentes pour chaque espèce, ce qui influe sur l'abondance relative des espèces (Pastor et Cohen, 1997; de Mazancourt et Loreau, 2000).

différentes et avec des efficacités d'utilisation de la ressource différentes), le pâturage conduit le plus généralement à une accélération du cycle des nutriments en apportant des fèces qui sont plus dégradables que la litière végétale (Fig. 1.2B). En revanche lorsque l'on considère la diversité de la végétation sur le plan de la qualité de la litière qu'elle produit, alors le pâturage peut conduire selon les cas à améliorer ou diminuer la qualité de la litière selon qu'il favorise ou non des espèces avec une forte teneur en azote (Fig. 1.2C). Cette importance de la dynamique de la végétation sur les flux d'éléments est également souligné par Ritchie *et al.* (1998). Ces auteurs proposent une relation entre les différents scénarios de dynamique de végétation pâturée et l'impact des herbivores sur les cycle de l'azote : le pâturage accélérerait le cycle de l'azote lorsqu'il favorise des espèces tolérantes au pâturage et riches en N et au contraire ralentirait le cycle de l'azote lorsqu'il favorise des espèces peu appétantes, pauvres en azote. Ces deux scénarios de stimulation (Frank et Evans, 1997; McNaughton *et al.*, 1997; Frank et Groffman, 1998) ou de diminution (Pastor *et al.*, 1993; Van Wijnen *et al.*, 1999; Moretto *et al.*, 2001) de la minéralisation de l'azote du sol par le pâturage sont tous deux étayés par des résultats d'études de terrain.

2. PROBLEMATIQUE ET HYPOTHESES

L'objectif de cette thèse est de déterminer les conséquences fonctionnelles du pâturage sur le fonctionnement d'une prairie humide du Marais Poitevin. Le pâturage contrôle la dynamique végétale des trois communautés présentes sur ce site (Amiaud, 1998) et conduit à la création d'une hétérogénéité spatiale de la végétation de chacune de ces communautés (Loucougaray, 2003; Loucougaray *et al.*, 2004). Cette hétérogénéité de la végétation se présente sous la forme d'une mosaïque de patchs de végétation de compositions et de diversités spécifiques variées. Cette création de mosaïque végétale apparaît liée aux variations de l'intensité du pâturage au sein de la prairie, suite au comportement de sélection alimentaire et de dépôt de fèces des grands herbivores (Huntly, 1991; Adler *et al.*, 2001). De tels patrons spatiaux de végétation et d'intensité de pâturage soulèvent des questions quant à l'impact des variations de végétation sur les processus des cycles biogéochimiques et quant au lien entre l'intensité de pâturage et les fonctions de la végétation.

2.1. Liens entre structure de végétation et fonctionnement

Burke *et al.* (1998) ont proposé un modèle conceptuel, basé sur une revue de la littérature, relatif aux interactions entre végétation et sol en prairies tempérées le long d'un gradient de précipitation (Fig. 1.3). Ces auteurs montrent que la structure et le fonctionnement des prairies

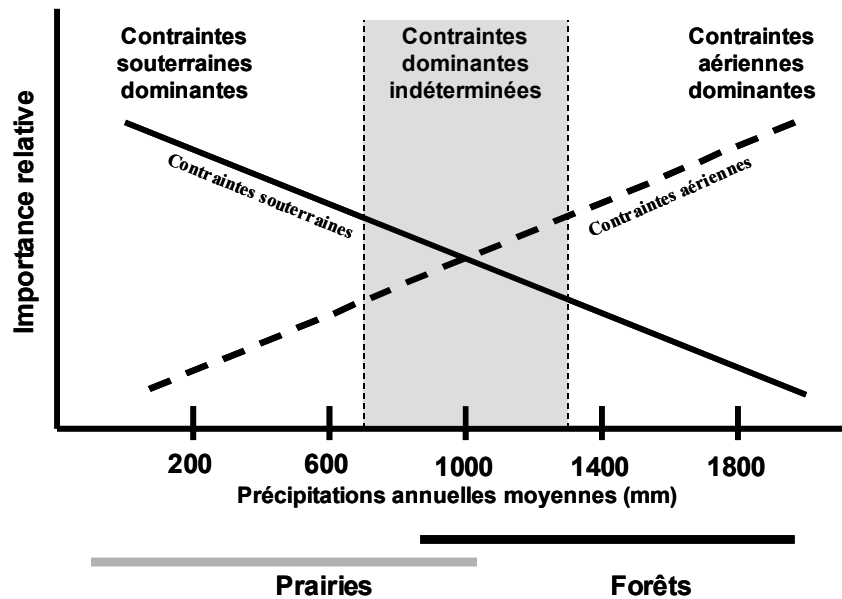


Figure 1.3. Modèle conceptuel du type de ressources limitantes le long d'un gradient de précipitation dans les écosystèmes tempérés, d'après Burke *et al.* (1998). L'importance des contraintes liées à la disponibilité en eau diminue lorsque les précipitations annuelles augmentent au profit d'une limitation par la disponibilité de la ressource lumineuse. Les prairies humides se situent dans un cas intermédiaire où la disponibilité des nutriments et / ou de la lumière peut se révéler limitante.

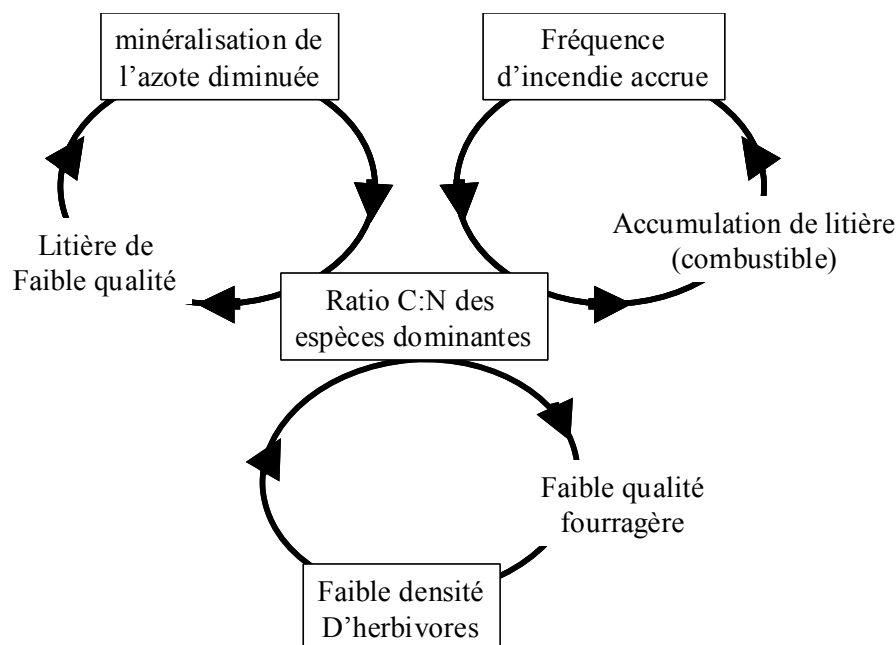


Figure 1.4. Exemple de la place centrale d'une caractéristique fonctionnelle de la végétation : rôle du ratio C/N faible des espèces végétales dominantes dans le fonctionnement des prairies naturelles humides nord-américaines, d'après Wedin (1995).

humides sont caractérisés par la compétition végétale pour la ressource lumineuse et par la vitesse du cycle des nutriments. Dans un tel écosystème, les herbivores induisent des modifications de la structure de végétation particulièrement nettes car les caractéristiques fonctionnelles de la végétation liées à la compétition pour la lumière sont opposées aux caractéristiques liées à la tolérance au pâturage (Milchunas et Lauenroth, 1993). La modification de la végétation est susceptible de jouer un rôle central dans le fonctionnement de ces prairies. Ainsi, une caractéristique fonctionnelle telle que la qualité de la végétation, approchée par le ratio C/N des tissus, peut réguler à la fois l'appétance de la végétation vis à vis des herbivores, la vitesse de la décomposition de la litière et le taux de minéralisation de l'azote du sol (Wedin, 1995) (Fig. 1.4).

Si les différences de structure de végétation entre les patchs de notre site d'étude correspondent, à l'échelle des patchs, à des différences de fonctions telles que la production primaire et la qualité des tissus végétaux, alors ces variations de flux d'éléments entre les patchs sont susceptibles d'entraîner des variations spatiales du cycles des nutriments. En conséquence, une des hypothèses testées dans cette étude est que l'hétérogénéité spatiale de la végétation conduit à une hétérogénéité spatiale du processus de minéralisation nette de l'azote du sol. L'impact de la variabilité spatiale du pâturage au sein d'un écosystème sur le processus de minéralisation de l'azote est actuellement peu documenté (Seagle *et al.*, 1992). Nous avons cherché à déterminer s'il existe, de façon générale, une relation entre l'intensité de pâturage, la structure et les fonctions de la végétation et le cycle de l'azote (Chapitres I, II et III).

2.2. Conséquences du patron de végétation sur les processus du sol : interactions plantes - sol

Les espèces végétales peuvent réguler le cycle de l'azote en fonction de la qualité et de la quantité de litière qu'elles produisent (Hobbie, 1992; Hooper et Vitousek, 1997; van der Krift et Berendse, 2001; Knops *et al.*, 2002). En retour, la production primaire ainsi que la qualité de la végétation peuvent être influencées par la disponibilité en azote minéral du sol. Le processus de minéralisation de l'azote est sous le contrôle des microorganismes du sol et ces microorganismes dépendent principalement des ressources de matière organique en provenance de la végétation (Bardgett *et al.*, 1998). La réponse des microorganismes du sol à des variations de la qualité et de la quantité des entrées de matière organique végétale reste cependant encore mal connue. Knops *et al.* (2002) ont décrit deux mécanismes complémentaires par lesquels la végétation pourrait exercer un contrôle sur le processus de minéralisation de l'azote du sol (Fig. 1.5).

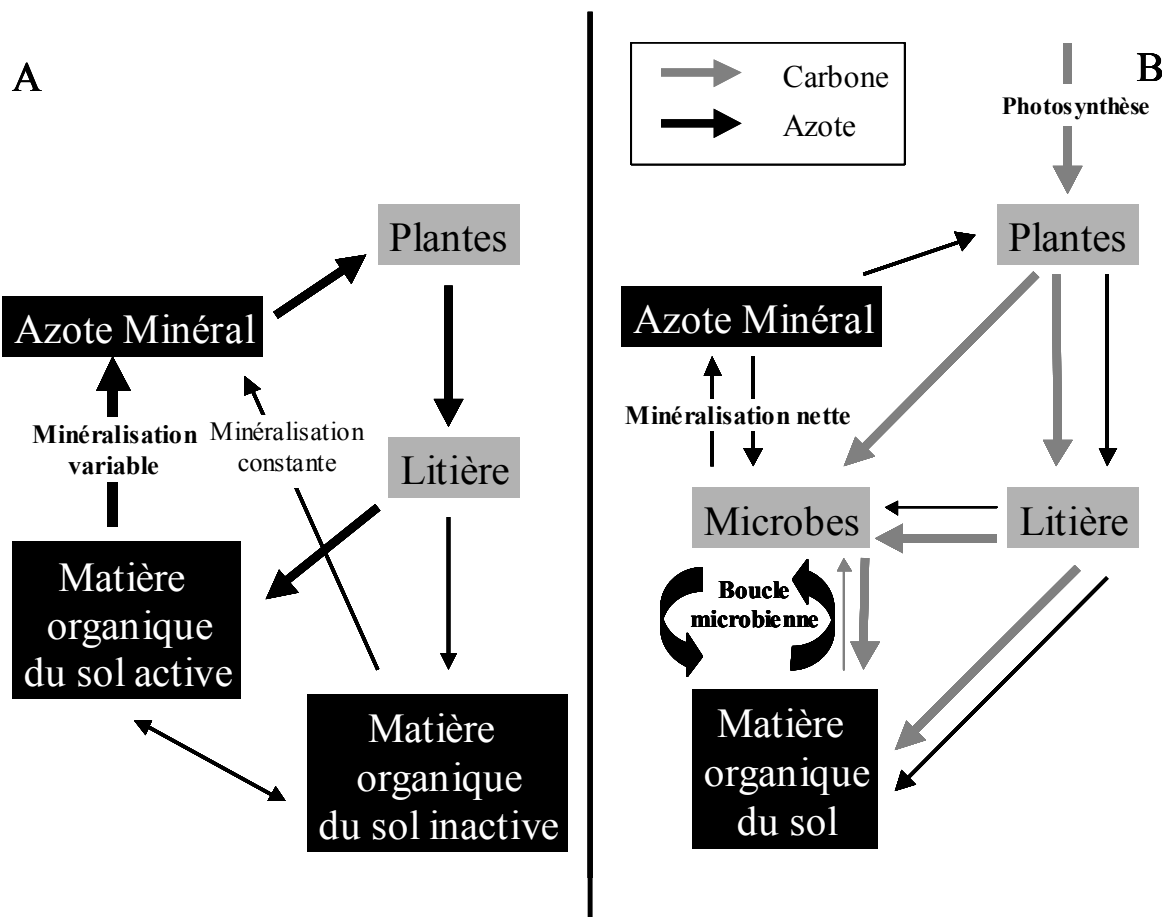


Figure 1.5. Influence des espèces végétales sur le cycle de l'azote ; d'après Knops *et al.* (2002). A. Une grande partie de l'azote du sol est retenu dans une fraction de la matière organique qui se décompose à un taux constant. La qualité de la litière végétale peut influencer une partie « active » de la matière organique du sol, et une litière de bonne qualité chimique peut alors stimuler le taux de minéralisation de l'azote. En retour, l'augmentation de la disponibilité de l'azote pour les plantes peut permettre une augmentation de la teneur en azote des végétaux conduisant à un feedback positif entre qualité de la litière et production d'azote minéral. B. Les microorganismes du sol obtiennent principalement l'azote de la matière organique du sol et le carbone de la production végétale. Les taux de minéralisation et d'immobilisation de l'azote par les microorganismes dépendent du rapport entre les entrées récentes de carbones et le taux de décomposition de la matière organique. Les entrées de carbone régulent la croissance microbienne ce qui peut conduire à des effets opposés sur le taux de minéralisation nette de l'azote selon l'évolution relative de l'activité microbienne et de l'immobilisation d'azote par ces microbes.

Des espèces végétales avec une bonne teneur en N de leurs tissus peuvent stimuler le cycle de l'azote en produisant une litière plus rapidement dégradée par les microorganismes (Fig. 1.5A). En retour l'augmentation de disponibilité de l'azote pour les plantes peut contribuer à augmenter la teneur en N des tissus végétaux. Cette corrélation positive entre la qualité de la litière et le taux de minéralisation de l'azote est soutenue par différentes études (Melillo *et al.*, 1982; Taylor *et al.*, 1989; Aerts et de Caluwe, 1997). Cependant, une grande partie de l'azote issu de la litière végétale est retenue dans la matière organique du sol qui se décompose très lentement ce qui est susceptible de retarder l'effet de la qualité de végétation sur le cycle de l'azote (Knops *et al.*, 2002). Parallèlement la production végétale constitue une entrée de carbone nécessaire à la croissance des microorganismes du sol (Hodge *et al.*, 2000) et pourrait par conséquent contrôler la croissance de ces microorganismes (Zak *et al.*, 1994) (Fig. 1.5B). Knops *et al.* (2002) proposent ainsi que la stimulation de la croissance microbienne par l'apport de litière conduise à une stimulation du prélèvement d'azote par les microorganismes et par conséquent à une diminution du taux de minéralisation nette de l'azote du sol (Fig. 1.5B). Cette relation négative entre les flux de carbone en provenance de la végétation et le taux de minéralisation nette est soutenue par différentes études (Gallardo et Schlesinger, 1995; Schaeffer *et al.*, 2003). A l'inverse différents auteurs ont pu montrer que les flux de carbone pouvaient stimuler la minéralisation de l'azote (Hungate *et al.*, 1997; Hamilton et Frank, 2001).

Dans un contexte de pâturage, avec différents niveaux d'intensité de pâturage au sein de la prairie, on peut s'attendre à ce que la quantité et la qualité des entrées de matière organique végétale vers le sol varient spatialement. En particulier, nous chercherons à déterminer si la réduction de la quantité des entrées de litière peut diminuer la croissance de la biomasse microbienne. La conséquence de ces variations potentielles de biomasse microbienne du sol sur le processus de minéralisation nette de l'azote est susceptible de correspondre à un mécanisme par lequel les herbivores influencent ce processus du cycle de l'azote. Dans la mesure où le pâturage peut faire varier aussi bien la qualité que la quantité des entrées de matière végétale vers le sol, nous nous attacherons à analyser la réponse des microorganismes à ces deux types de variations simultanément (Chapitres III et IV).

2.3. Régulation des flux d'éléments par le pâturage : interactions herbivores plantes

Les herbivores peuvent influencer le fonctionnement de l'écosystème en régulant les flux de C et N. On peut distinguer des effets du pâturage à long terme et à court terme, tous deux

susceptibles d'être modulés par l'intensité du pâturage exercé. A long terme, la modification de la composition spécifique est susceptible de dépendre de l'intensité de pâturage exercée. Il a été proposé que la diversité végétale pouvait être augmentée pour des niveaux intermédiaires d'intensité de pâturage (Milchunas et Lauenroth, 1993; Olff et Ritchie, 1998) ce qui pourrait conduire à observer une augmentation de l'efficacité de l'utilisation de la ressource et de la production primaire de la communauté végétale. A court terme, l'effet direct de la défoliation conduit à des réponses des plantes en terme de productivité et d'allocation de ressources. La production végétale pourrait notamment être stimulée par une intensité intermédiaire de pâturage (Dyer *et al.*, 1993). Dans la mesure où ces réponses des plantes à la défoliation varient selon les espèces végétales (Guitian et Bardgett, 2000), nous nous sommes interrogés sur la résultante de l'interaction entre la modification de composition spécifique suite au pâturage et la réponse de la végétation à la défoliation (Chapitres III et V).

Dans le cas d'une végétation soumise à un pâturage continu année après année, comme dans les prairies naturelles du Marais Poitevin, on peut faire l'hypothèse que la réponse des plantes à la défoliation dépendra largement du niveau de tolérance au pâturage des différentes espèces de la communauté. Dans ce cas, il est central de savoir si les espèces favorisées par le pâturage sont ou non des espèces tolérantes au pâturage (del-Val et Crawley, 2005a). En effet, si le pâturage, à long terme, favorise une végétation tolérante à la défoliation, on peut alors s'attendre à observer un faible impact de la défoliation sur les fonctions de la communauté végétale (i.e. production végétale et qualité de végétation). A l'inverse si l'effet à long terme du pâturage favorise des stratégies d'évitement (Briske, 1996), on peut s'attendre à un effet important de la défoliation sur les fonctions de la communauté végétale.

De façon générale, nous nous sommes attachés à déterminer comment une perturbation, ici le pâturage, influence les fonctions d'une communauté végétale. L'intensité du pâturage est un paramètre délicat à mesurer de façon quantitative en condition naturelle (Milchunas et Lauenroth, 1993; McNaughton *et al.*, 1996). L'hétérogénéité de végétation et d'intensité de pâturage qui caractérise le site d'étude nous offre la possibilité d'analyser, en conditions naturelles, l'effet de différents niveaux d'intensité de pâturage à long terme, sur la composition floristique, et à court terme sur les réponses de la végétation.

3. ORGANISATION DU MANUSCRIT

La problématique de cette étude est **centrée sur l'influence du pâturage sur les processus fonctionnels de la prairie à travers son impact direct sur la structure et les fonctions de la végétation** (Fig. 1.6). Les principaux mécanismes envisagés dans cette étude sont résumés par la figure 1.6. Tout d'abord la défoliation exercée par les herbivores peut constituer un effet à court terme (1) du pâturage en induisant des réponses fonctionnelles des plantes en termes de qualité et de quantité de la végétation. A plus long terme, la pression du pâturage détermine la structure de la végétation (2) et notamment favorise des espèces végétales par rapport à d'autres ce qui se répercute sur les fonctions de la végétation (3). Ces modifications de composition floristiques sont également susceptibles d'influencer la réponse des plantes à l'effet direct du pâturage (4) car cette réponse varie selon les espèces concernées. Cette interaction entre impacts à court et long termes du pâturage sur la végétation détermine les entrées de matière organique vers le sol sous forme de litière végétale (5). Les microorganismes responsables des transformations de l'azote dépendent de ces entrées de matière organique. Des variations de ces entrées peuvent par conséquent avoir un impact sur les processus microbiens du cycle de l'azote (6).

L'impact indirect du pâturage sur la végétation à travers une influence sur la fertilité du sol ne constitue pas l'objet de cette étude. Cette étude ne prétend donc pas dresser un bilan complet du fonctionnement d'un système pâturé. En effet, il faut souligner que l'excrétion animale constitue un impact direct des herbivores sur les processus du sol ce qui est susceptible, par la suite, de se répercuter sur la végétation. La quantité de nutriments retournés au sol par les dépôts de fèces et particulièrement d'urine peut être importante et est susceptible de varier en fonction du gradient d'intensité de pâturage. L'azote étant le plus souvent considéré comme limitant la croissance végétale dans les écosystèmes terrestres (Vitousek et Howarth, 1991), toute modification du cycle de l'azote peut se répercuter sur la production primaire. En conséquence, la question de la limitation par l'azote de la productivité du système prairial constitue une limite de cette étude.

Notre approche consistera à tirer parti de la mosaïque de patches de végétation existant au sein des zones pâturées (Loucougaray, 2003; Loucougaray *et al.*, 2004) pour explorer le lien existant entre la structure et les fonctions de la végétation et le cycle de l'azote. Nous chercherons également à comprendre comment les variations d'intensité de pâturage influencent les fonctions de la végétation. Ces questions sont abordées *in situ* dans les trois premiers chapitres et complétées par

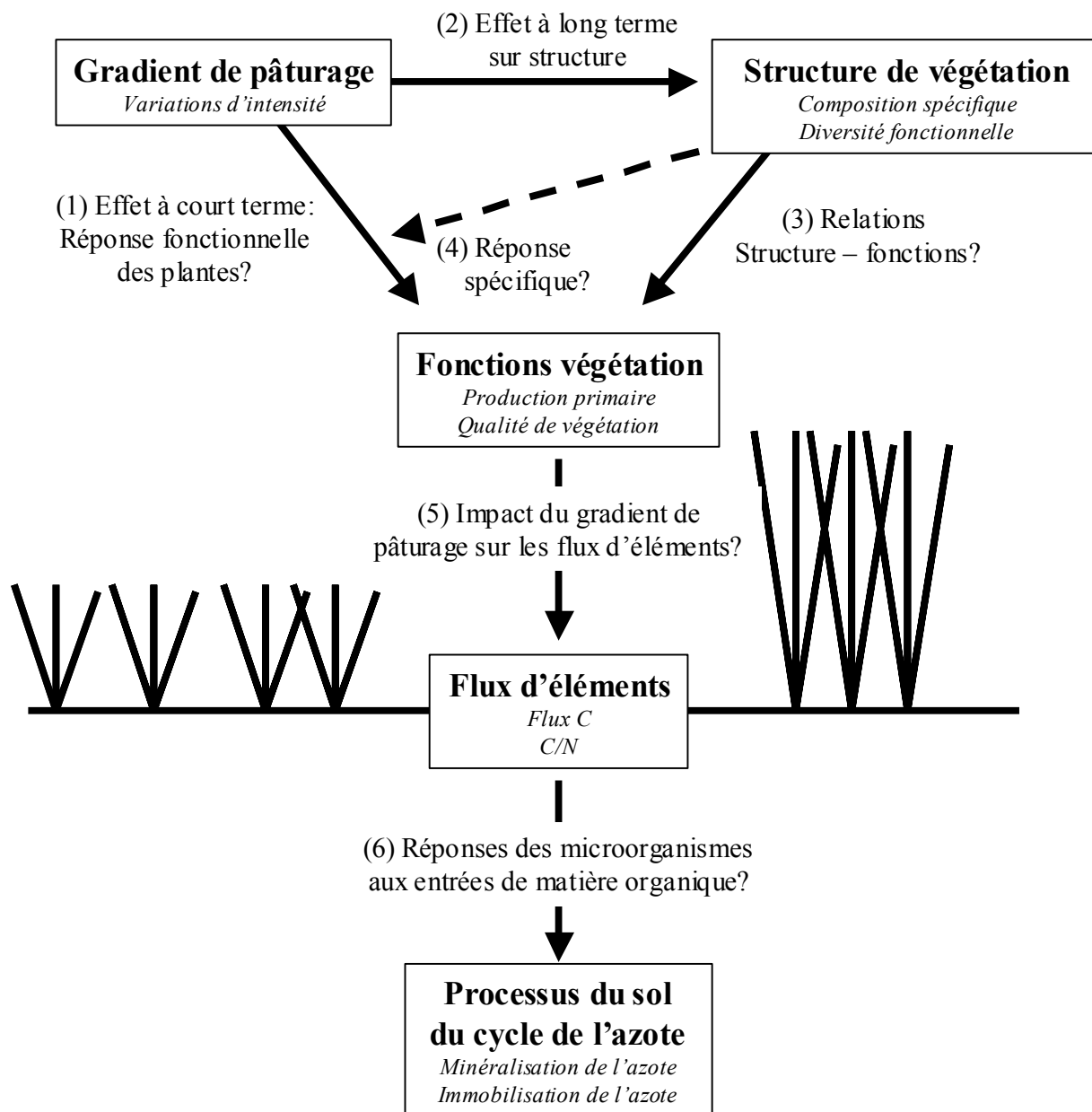


Figure 1.6. Conséquences fonctionnelles de l'impact du pâturage sur la végétation. Le pâturage peut avoir un effet direct (1) sur les fonctions de la végétation. A long terme (2), le pâturage influence la structure de la végétation ce qui peut conduire à un effet indirect (3) du pâturage sur les fonctions de la végétation. En effet, des modifications de composition floristique peuvent modifier les fonctions d'une communauté végétale mais également influencer la réponse des plantes (4) à l'effet direct du pâturage. Des variations des fonctions de la végétation sont susceptibles de se répercuter sur les entrées de matière organique (5) vers le sol. Les microorganismes responsables des transformations de l'azote dépendent de ces entrées de matière organique. Des variations de ces entrées peut par conséquent avoir un impact sur les processus microbiens du cycle de l'azote (6).

des approches expérimentales dans les deux derniers chapitres afin de préciser les mécanismes mis en jeu.

L'objectif du **premier chapitre** est de caractériser le gradient spatial d'intensité de pâturage existant au sein de la prairie. Nous chercherons à évaluer la proportion de biomasse végétale consommée par les herbivores au sein de chacun des types de patchs de végétation. Cette mesure de la pression de pâturage exercée sur chacun des patchs servira à caractériser le gradient d'intensité de pâturage. Ce gradient de pâturage sera comparé au gradient proposé par Loucougaray (2003) sur la base de critères de structure de végétation. Nous analyserons alors de quelle façon les paramètres de biomasse végétale et de sol varient le long de ce gradient.

Dans le **deuxième chapitre**, nous nous intéresserons à la conséquence de l'hétérogénéité spatiale du pâturage sur un processus fonctionnel du sol, le taux de minéralisation nette de l'azote du sol. La question centrale de ce chapitre est de déterminer si cette hétérogénéité de structure de végétation conduit à observer *in situ* une variation spatiale de la minéralisation nette de l'azote du sol, entre les patchs de végétation.

Le but du **troisième chapitre** est de tester l'impact de l'intensité du pâturage sur le processus de minéralisation nette de l'azote du sol à travers son impact sur la production végétale et la qualité de la végétation. Dans un premier temps nous chercherons à établir des mesures de la production primaire aérienne nette de la végétation le long d'un gradient de pâturage. Nous examinerons ensuite les liens entre l'intensité de pâturage exercée sur chaque patch de végétation et la production primaire et la qualité de la végétation. Nous testerons si les variations d'intensité de pâturage ont le même impact sur ces fonctions pour les trois communautés végétales. Dans un deuxième temps, nous testerons s'il existe *in situ* une relation significative entre le processus de minéralisation de l'azote du sol d'une part et la production primaire et/ou la qualité de la végétation d'autre part.

Dans le **quatrième chapitre**, nous nous intéresserons à l'influence croisée de la qualité et de la quantité de la litière sur les processus microbiens en conditions contrôlées. La quantité des apports de litière régule-t-elle la biomasse microbienne ? Dans cette optique, les variations de biomasse microbienne conduisent-elles à une augmentation ou bien à une diminution de la quantité d'azote minéral disponible ? Pour répondre à ces questions nous mesurerons comment varient l'activité microbienne et l'immobilisation microbienne de l'azote en fonction des apports de litière.

Dans le **cinquième chapitre**, nous comparerons la réponse à court terme de la végétation à différentes intensités expérimentales de défoliation entre des patchs de végétation issus, à long terme, d'intensité de pâturage différentes. En effet l'influence à long terme du pâturage est susceptible d'avoir favorisé une végétation tolérante au pâturage. On peut alors s'attendre à ce que les patchs issus d'une intensité forte de pâturage soient moins affectés par la coupe que les autres patchs. Nous testerons cette hypothèse pour des patchs appartenant à deux communautés végétales différentes afin de vérifier si l'interaction entre les effets à court et long terme du pâturage conduit aux mêmes conséquences.

**PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DU
DISPOSITIF EXPERIMENTAL**

PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL

1. LES MARAIS COMMUNAUX DU MARAIS POITEVIN

Le Marais Poitevin (46°30' – 46°15' Nord et 1°30' – 0° 35' Ouest), situé sur la côte atlantique française, sur les départements de Charente-Maritime, des Deux-Sèvres et de la Vendée (Fig. 2.1), est la deuxième zone humide de France par sa superficie (120 000 ha). Ces terres ont été gagnées sur la mer par des travaux de poldérisation à partir du X^e siècle (Billaud, 1984). Le climat est de type thermo-atlantique caractérisé par une faible amplitude thermique annuelle et un déficit hydrique, en général d'avril à septembre. Les moyennes annuelles des températures minimales varient entre 7 et 8,5°C tandis que les moyennes annuelles des températures maximales varient entre 17 et 18,5°C. La pluviométrie est comprise entre 750 et 800 mm/an et est concentrée sur les mois hivernaux. L'ensoleillement est important, 2000 h/an (Loucougaray, 2003).

Les « marais communaux » du Marais Poitevin sont des prairies qui sont traditionnellement pâturés par des troupeaux plurispécifiques composés de bovins, d'équins et parfois d'oies depuis la poldérisation de cette zone. L'étendue de ces marais communaux a fortement régressé durant le XX^e siècle au profit de l'extension des zones dévolues à la culture céréalière et également en raison des travaux de drainage qui ont conduit au dessèchement de ces prairies humides. Grâce au Parc Interrégional du Marais Poitevin (PIMP), il reste actuellement 15 marais communaux qui totalisent une surface de 1700 ha. Ces prairies sont pâturées par des troupeaux appartenant à différents éleveurs contre le paiement d'une taxe de pâturage à la commune. Il faut noter que les équins sont de moins en moins fortement représentés dans ces communaux, avec des variations d'un communal à l'autre.

Le « Programme de sauvegarde des prairies naturelles humides par la rationalisation du pâturage collectif » a été instauré en 1989 en partenariat avec le Parc Interrégional du Marais Poitevin (PIMP), le WWF et la LPO afin de sauvegarder cet écosystème. Depuis 1989, il a été mis

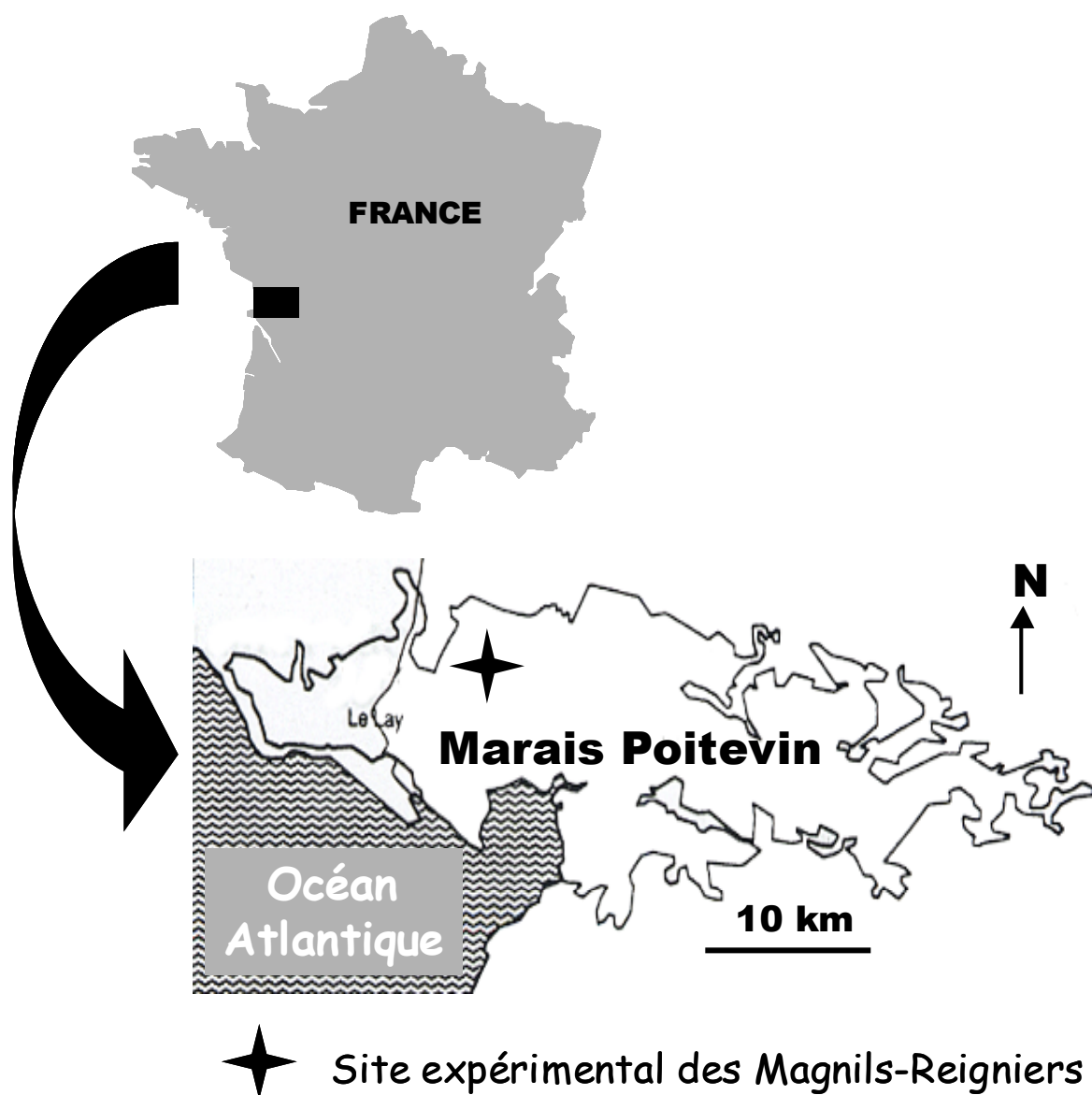


Figure 2.1. Localisation du Marais Poitevin et du communal des Magnils-Reigniers.

en place un programme de recherche pluridisciplinaire associant différents organismes (CNRS, INRA, Universités...) afin de conduire des études sur différents aspects de cet écosystème.

2. LE MODELE BIOLOGIQUE

Les prairies communales du Marais Poitevin sont caractérisées par une relation particulière entre la topographie, le sol et la végétation (Fig. 2.2).

Il existe dans ces prairies un gradient topographique constitué de dépressions, de replats supérieurs et de pentes intermédiaires d'un dénivelé variant de 30 cm à 70 cm. Les dépressions sont inondées environ 6 mois chaque année, de décembre à mai. Les replats, généralement assez étendus, ne sont jamais submergés tandis que les pentes intermédiaires, sont submergées de quelques semaines à quelques mois par an.

Le sol de ces prairies s'est développé sur des alluvions d'origine marine et fluviale et est caractérisé par une texture très argileuse. Il s'agit un profil avec peu de différenciation et un caractère hydromorphe marqué (Amiaud *et al.*, 1998) Le profil du sol est constitué d'un mat racinaire, formé principalement de matière organique, de 5 à 10 cm de profondeur, d'un horizon A1, gris sombre-brun allant de 10 à 30 cm de profondeur et d'un horizon C, gris olive avec une structure prismatique qui s'atténue avec la profondeur. Ce sol présente une salinité et une sodicité importantes qui varient toutefois fortement en fonction de la topographie. Les dépressions inondables présentent les valeurs de salinité et de sodicité de l'horizon A1 les plus faibles (conductivité de 0,4 mS/cm) tandis que les pentes présentent les valeurs les plus importantes (conductivité de 0,2 mS/cm) (Bouzillé et Tournade, 1990). Le processus de percolation pourrait expliquer ces faibles salinités et sodicités au niveau des dépressions et replats tandis qu'une percolation plus limitée, associée à une remontée des sels par capillarité pourrait expliquer les plus fortes valeurs des sols des pentes (Bouzillé, 1992; Tournade, 1993; Amiaud *et al.*, 1998).

Une végétation particulière se développe à chacun de ces trois niveaux topographiques. Les replats supérieurs présentent une communauté végétale mésophile (M) caractérisée par des espèces comme *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Elymus repens* et *Carex divisa*. Les pentes intermédiaires présentent une communauté végétale méso-hygrophile (Mh) et sont caractérisées par la présence d'espèces sub-halophiles telles que *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus* et *Parapholis*

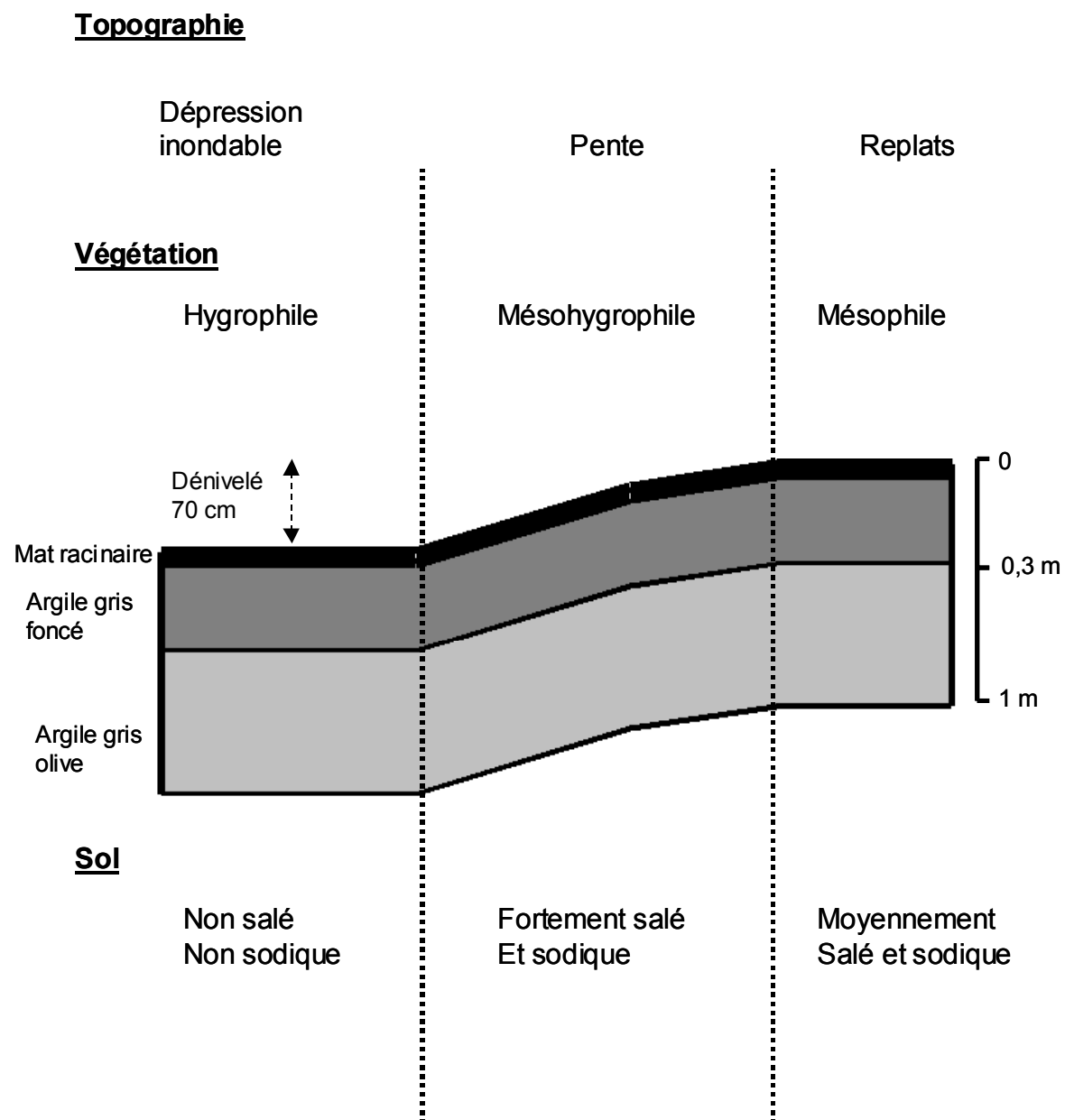


Figure 2.2. Schéma du modèle biologique d'organisation spatiale des prairies communales (d'après Bouzillé, 1992, Tournade, 1993).

strigosa en raison de la salinité résiduelle du sol (Bouzillé, 1992; Bouzillé et Tournade, 1994; Amiaud *et al.*, 1998; Bonis *et al.*, 2005). Les dépressions présentent une communauté végétale hygrophile avec des espèces tolérantes à l'inondation comme *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans*, *Eleocharis palustre* et *Oenanthe fistulosa*.

3. DISPOSITIF EXPERIMENTAL DES MAGNILS-REIGNIERS

L'ensemble des études de terrain de cette thèse a été réalisé entre 2001 et 2004 au sein du dispositif expérimental du communal des Magnils-Reigniers. Le communal des Magnils-Reigniers (46°28' N – 1°13' O) est situé à proximité de la ville de Luçon (Vendée) (Fig. 2.1). Il est constitué de 232 ha de prairies et son altitude moyenne varie entre 2 m et 3 m au-dessus du niveau de la mer. Le micro-relief, décrit plus haut, présente dans ce communal un dénivelé d'une amplitude de 70 cm. Ce communal est pâturé chaque année de la mi-avril à la mi-décembre et le chargement moyen en bétail varie de 1,30 à 1,60 UGB/ha (Unité Grand Bétail).

Un dispositif expérimental a été installé en 1995 dans le communal des Magnils-Reignier pour contrôler à la fois le chargement en herbivores et la nature des herbivores avec pour objectif de comparer la diversité et la structure de la végétation en fonction de ces différentes modalités de pâturage (Amiaud, 1998). Ce dispositif a été mis en place en partenariat étroit avec le Parc Interrégional du Marais Poitevin (PIMP) et est situé dans la partie nord du communal. Il occupe une surface de 20 ha et est constitué de onze parcelles clôturées dont la nature des et le chargement en bétail sont maintenus à l'identique depuis 1995 (Amiaud, 1998; Loucougaray, 2003) (Fig. 2.3). Cinq enclos de 1 ha sont soumis à un pâturage monospécifique par des bovins, 3 enclos de 2 ha sont soumis à un pâturage monospécifique par des équins et 2 enclos de 2 ha sont soumis à un pâturage mixte par des bovins et des équins en mélange. Enfin un exclos est protégé du pâturage par les grands herbivores depuis 1995.

Les enclos bovins présentent une gamme de chargement allant de 1 à 4 bovins avec deux enclos pour le chargement de deux bovins nommés B1, B2, B2d, B3 B4 en fonction du nombre d'herbivores. Deux enclos équins sont pâturés par deux herbivores (E2 et E2d) et un enclos est pâturé par trois herbivores (E3). Les deux enclos en pâturage plurispécifique (P1 et P2) sont tous deux pâturés par deux équins et deux bovins.

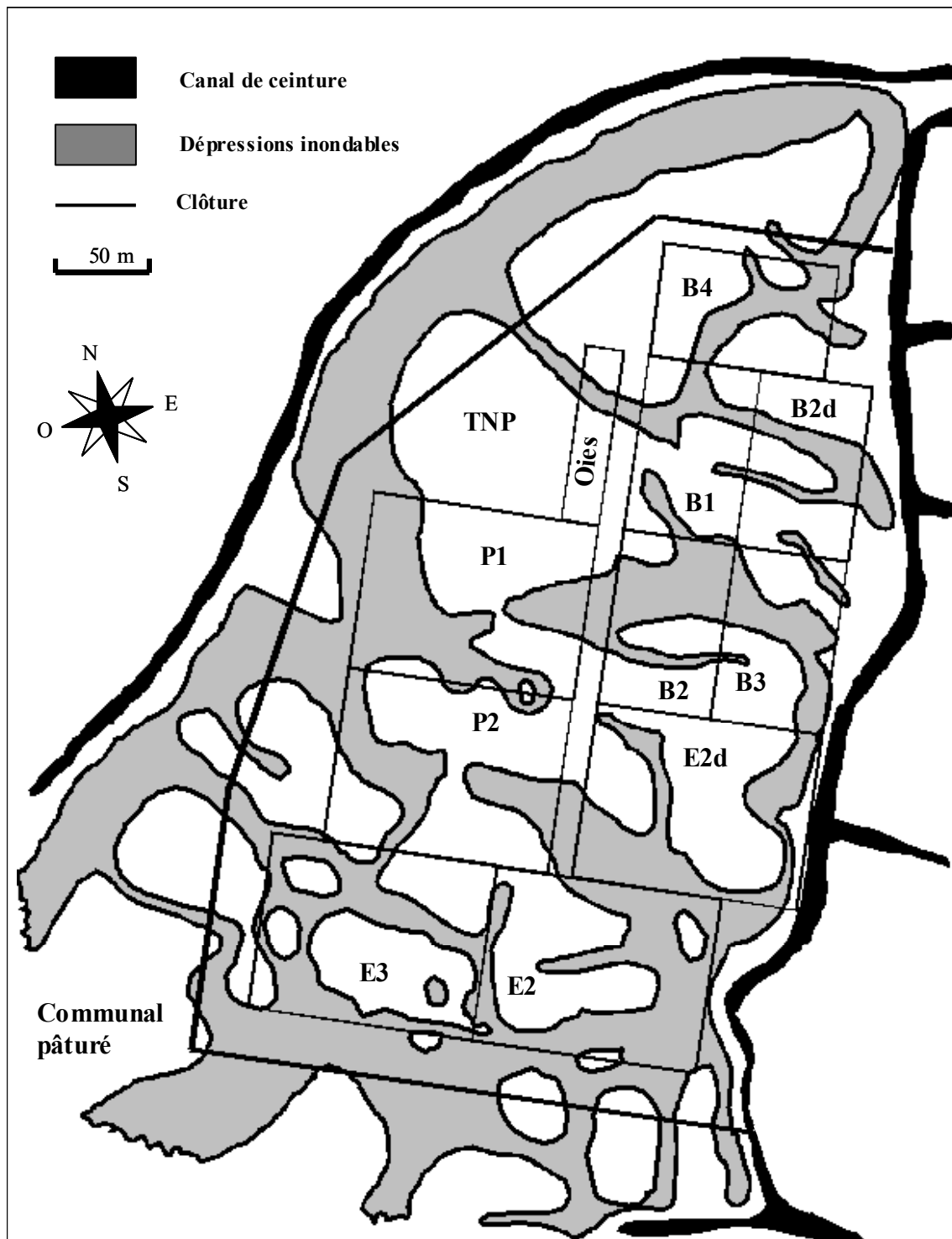


Figure 2.3. Carte du dispositif expérimental des Magnils-Reigniers. TNP (exclos), B1 à B4 (enclos pâturés par 1 à 4 génisses pour 1 ha), E2 à E3 (enclos pâturés par 1 à 3 chevaux pour 2 ha), P1 et P2 (2 génisses et 2 chevaux pour 2 ha).

Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes concentrés sur trois modalités de pâturage : les enclos pâturés 1/ par deux bovins (B2, B2d) 2/ par deux équins (E2, E2d) ainsi que 3/ l'exclos (TNP). Les bovins sont des génisses de race charolaise généralement âgées de plus de 10 mois. Les chevaux sont des juments de race mulassière dont la préservation revêt un enjeu patrimonial. Chaque année les animaux sont choisis en fonction de leur poids afin d'atteindre un chargement le plus similaire possible entre les enclos B2, B2d, E2 et E2d. De 1995 à 1998, le chargement moyen des deux enclos équins était de $675,25 \pm 31,95$ kg Poids Vif ha^{-1} et celui des enclos bovins de $852,75 \pm 26,85$ kg PV ha^{-1} soit un chargement d'environ 1,1 à 1,2 UGB/ha. Le taux d'ingestion moyen de végétation est ainsi proche entre les deux types de pâturage, équin et bovin, avec: $16,46 \pm 0,32$ kg MS $\text{ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ dans le cas des équins et $14,27 \pm 0,40$ kg MS $\text{ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ dans le cas des bovins (Ménard, 1999).

Les différents enclos du dispositif sont pâturés chaque année de la mi-avril à la mi-décembre, de la même façon que dans le communal. Au sein de chaque enclos, la communauté végétale mésophile occupait environ 50% de la surface, la communauté végétale hygrophile environ 35% et la communauté méso-hygrophile environ 15% (Fig. 2.4 et tab. 2.1) (Pingray, 2002), des proportions similaires à celles relevées par Amiaud (1998) à la mise en place du dispositif.

4. PATRON SPATIAL DE VEGETATION

Il existe deux niveaux d'hétérogénéité spatiale de la végétation des enclos pâturés. La végétation diffère entre les trois communautés situées à des niveaux topographiques différents. Il s'y superpose une variation spatiale de la végétation au sein de chacune de ces communautés. Cette hétérogénéité spatiale de la végétation a été mise en évidence par Loucougaray (2003) et conduit à une mosaïque de patchs de végétation (Fig. 2.4). Cette structure en mosaïque est liée au comportement alimentaire et défécatoire des herbivore et est, par conséquent, inexistante dans l'exclos. Cette structure hétérogène de la végétation contribue à augmenter notablement la diversité et la richesse spécifiques de la végétation de ces communaux comparé à une absence de pâturage (Loucougaray *et al.*, 2004).

D'après Loucougaray (2003), la création et le maintien de cette structure de végétation en mosaïque est liée aux variations spatiales de l'intensité du pâturage exercé par les grands herbivores au sein d'un enclos. La structure d'un patch est liée à sa fréquentation par les herbivores (en terme

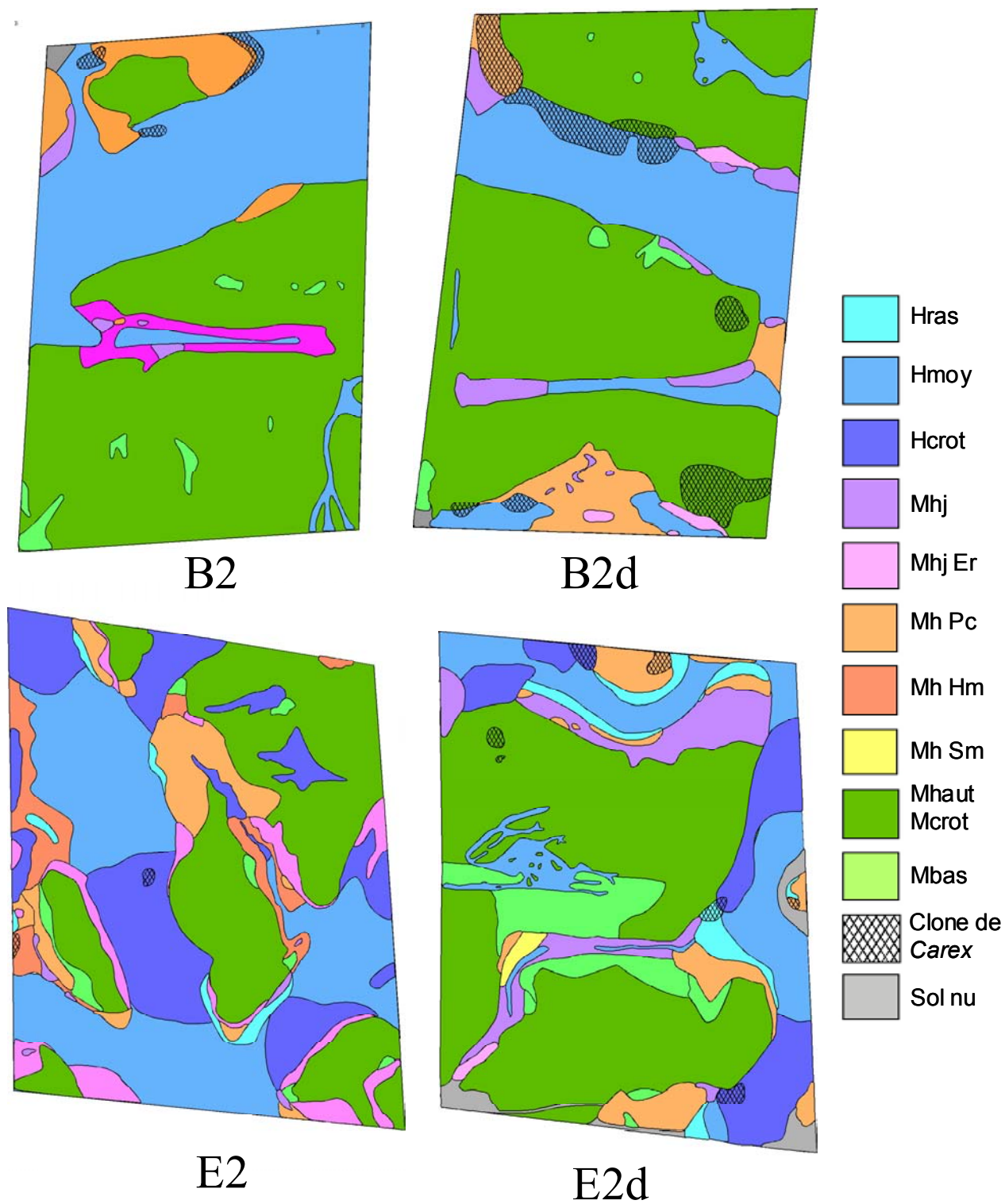


Figure 2.4. Recouvrement des différents patches de végétation au sein des enclos pâturés par des bovins (B2 et B2d ; 1 ha) ou par des équins (E2 et E2d ; 2 ha).

Tableau 2.1.

Pourcentage de recouvrement des différents types de patches au sein des enclos pâturés.

Communauté	Patch	B2	B2d	Patch	E2	E2d
Mésophile		55,9	63,7		27,9	55,0
	Mhaut	54,5	62,7	Mcrot	26,8	47,2
	Mbas bo	1,4	1,0	Mbas eq	1,1	7,8
Mésohyrophile		10,3	11,4		15,3	15,9
	Mh Er	3,7	1,0	Mhj eq	5,9	8,8
	Mhj bo	0,9	3,6	Mh Hm	4,4	0,2
	Mh	5,7	6,8	Mh Pc	5,0	6,9
	Pc/Hm					
Hygrophile		33,6	24,8		56,9	27,8
	Hmoy bo	33,6	24,8	Hcrot	32,8	10,0
				Hmoy eq	23,0	14,5
				Hras	1,1	3,3
Sol nu		0,3	0,2		0	1,2

Tableau 2.2.

Patches retenus dans cette étude (d'après Loucougaray 2003)

Communauté	Patch	Herbivore	fèces	Hauteur	Intensité de pâturage
Mésophile					
	Mab	Abandon	-	++++	-
	Mcrot	Equins	+++	++++	+
	Mhaut	Bovins	++	+++	++
	Mbas bo ¹	Bovins	+	+	++++
	Mbas eq ¹	Equins	-	+	+++
Méso-hygrophile					
	Mhab	Abandon	-	++++	-
	Mh Er	Bovins	+	+++	+
	Mhj bo ¹	Bovins	+	++	++
	Mhj eq ¹	Equins	-	++	++
	Mh Hm	Equins	-	++	+++
	Mh Pc/Hm	Bovins	+	++	+++
	Mh Pc	Equins	-	+	++++
Hygrophile					
	Hab	Abandon	-	+++	-
	Hcrot	Equins	+++	+++	+
	Hmoy eq ¹	Equins	-	++	+++
	Hmoy bo ¹	Bovins	++	++	+++
	Hras	Equins	-	+	++++

¹ les patches Mbas, Mhj et Hmoy sont considérés comme identiques en terme de structure par Loucougaray (2003) mais se retrouvent au sein des enclos équins et bovins et sont distingués à ce titre.

Tableau 2.3.

Espèces caractéristiques de la composition floristique des différents patchs retenus dans cette étude (d'après Loucougaray 2003).

Communauté	Patch	Caractéristiques de la composition floristique
Mésophile	Mab	<i>Elymus repens</i>
	Mcrot	<i>Elymus repens</i> , <i>Cirsium vulgare</i> , <i>Poa trivialis</i>
	Mhaut	<i>Carex divisa</i> , <i>Cynosurus cristatus</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Lolium perenne</i>
	Mbas bo	<i>Lolium perenne</i> , <i>Trifolium squamosum</i>
	Mbas eq	<i>Lolium perenne</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Vulpia bromoides</i> , <i>Trifolium spp.</i>
Mésohygrophile	Mhab	<i>Epilobium tetragonum</i> , <i>Cirsium vulgare</i> , <i>Elymus repens</i> , <i>Juncus gerardi</i>
	Mh Er	<i>Elymus repens</i> , <i>Juncus gerardi</i> , <i>Carex divisa</i>
	Mhj bo	<i>Juncus gerardi</i>
	Mhj eq	<i>Juncus gerardi</i>
	Mh Hm	<i>Hordeum marinum</i> , <i>Parapholis strigosa</i>
	Mh Pc/Hm	<i>Plantago coronopus</i> , <i>Hordeum marinum</i>
	Mh Pc	<i>Plantago coronopus</i> , <i>Bellis perennis</i> , <i>Trifolium resupinatum</i>
Hygrophile	Hab	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Polygonum amphibium</i> , <i>Ranunculus repens</i>
	Hcrot	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Epilobium tetragonum</i> ,
	Hmoy eq	<i>Glyceria fluitans</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Juncus articulatus</i> , <i>Oenanthe fistulosa</i>
	Hmoy bo	<i>Glyceria fluitans</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Juncus articulatus</i> , <i>Oenanthe fistulosa</i>
	Hras	<i>Trifolium fragiferum</i> , <i>Leontodon taraxacoides</i> , <i>L. autumnalis</i> , <i>Hypochoeris radicata</i>

de consommation, de piétinement et de retour de fèces). Plusieurs types de patchs ont ainsi pu être distingués sur la base de leur structure (hauteur, couvert de sol nu), de leur composition floristique et de leur diversité spécifique particulières et reliés à une intensité de pâturage plus ou moins élevée (Tab. 2.2 et tab. 2.3). Ces différents types de patchs se répètent au sein d'un enclos et leur localisation spatiale était stable tout au long de cette présente étude et identique à celle décrite par Loucougaray (2003). Loucougaray (2003) a proposé que cette stabilité du patron spatial de végétation s'explique par la récurrence du pâturage: d'année en année les patchs ras continuent d'être plus intensément pâturés en raison de leur valeur nutritive élevée.

L'approche utilisée dans cette thèse s'appuie sur ce modèle de mosaïque de patchs de végétation et le patch de végétation a été choisi comme échelle d'échantillonnage.

Chaque type de patch est échantillonné, sur la base de la description existante, et leur répétition au sein des enclos permet une réplication spatiale satisfaisante. Chaque type de patch étant caractérisé par un niveau d'intensité de pâturage donné, il est possible de considérer cette mosaïque de patch comme décrivant un gradient spatial d'intensité de pâturage au sein d'une communauté végétale. En conséquence, cette mosaïque de patch offre un modèle adapté à la recherche de liens entre des paramètres structuraux (e.g. composition floristique, types biologiques), fonctionnels (e.g. production primaire, taux de minéralisation de l'azote) et l'intensité du pâturage exercé au sein d'une prairie, pour des conditions climatiques et un historique de l'écosystème identiques.

Selon les questions traitées dans les chapitres tout ou partie seulement des patchs ont été utilisés. Les patchs échantillonnés dans chacune des études sont indiqués dans chaque chapitre. Lorsque des indices chiffrés sont utilisés pour désigner les patchs, il est fait référence également aux dénominations du tableau 2.2.

CHAPITRE I :

CARACTERISATION D'UN GRADIENT SPATIAL D'INTENSITE DE PATURAGE

CHAPITRE I :

CARACTERISATION D'UN GRADIENT SPATIAL D'INTENSITE DE PATURAGE

1. INTRODUCTION

L'objectif de ce chapitre est de caractériser un gradient spatial d'intensité de pâturage au sein d'une prairie naturelle humide du Marais Poitevin. La mise en évidence d'un tel gradient, et sa caractérisation quantitative, au sein de l'écosystème représente un enjeu important dans le cadre des études sur l'impact de l'intensité de pâturage sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

La grande majorité des études de terrain sur le pâturage se contente de comparer une situation pâturée à une situation non pâturée. Milchunas et Lauenroth (1993) ont pu évaluer les variations de paramètres, tels que la richesse spécifique des communautés végétales ou la production primaire, que l'on peut rencontrer le long de gradient d'intensité de pâturage dans différents écosystèmes, en comparant les jeux de données de 236 sites disponibles dans la littérature. Ces auteurs reconnaissent la difficulté d'obtenir une méthode de mesure identique de l'intensité de pâturage pour tous les sites car ce paramètre est souvent estimé de façon qualitative. Dans ce contexte, il apparaît que les écosystèmes soumis à des variations spatiales d'intensité de pâturage identifiées peuvent procurer un modèle biologique particulièrement précieux pour l'étude de l'impact de l'intensité de pâturage.

Le cas des écosystèmes alpins pâturés par de petits herbivores territoriaux (*Ochotona sp.*) constitue un exemple d'écosystème présentant un gradient d'intensité de pâturage. Année après année, la végétation à proximité des terriers est pâturée de façon plus intensive que la végétation plus éloignée (Huntly, 1987) et McIntire et Hik (2005) ont montré que ce patron de pâturage permettait d'observer un gradient spatialement explicite d'intensité de pâturage consistant en une intensité de pâturage qui décroît proportionnellement à la distance au terrier (Fig. 3.1A). L'avantage de ce type de modèle biologique est de pouvoir estimer l'intensité de pâturage en fonction de la distance au terrier et de pouvoir comparer plusieurs niveaux d'intensité de pâturage sur une même communauté végétale

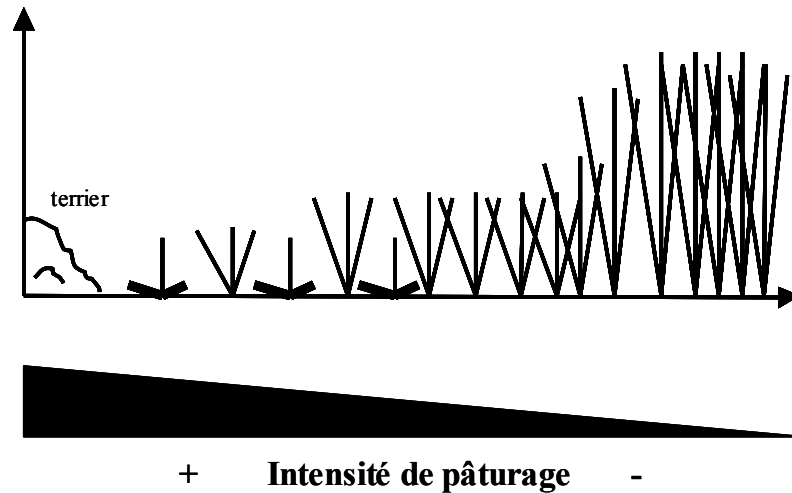


Figure 3.1A. Gradient continu et spatialement explicite. L'intensité de pâturage est estimée par la distance au terrier (Huntly, 1987; McIntire et Hik, 2005)

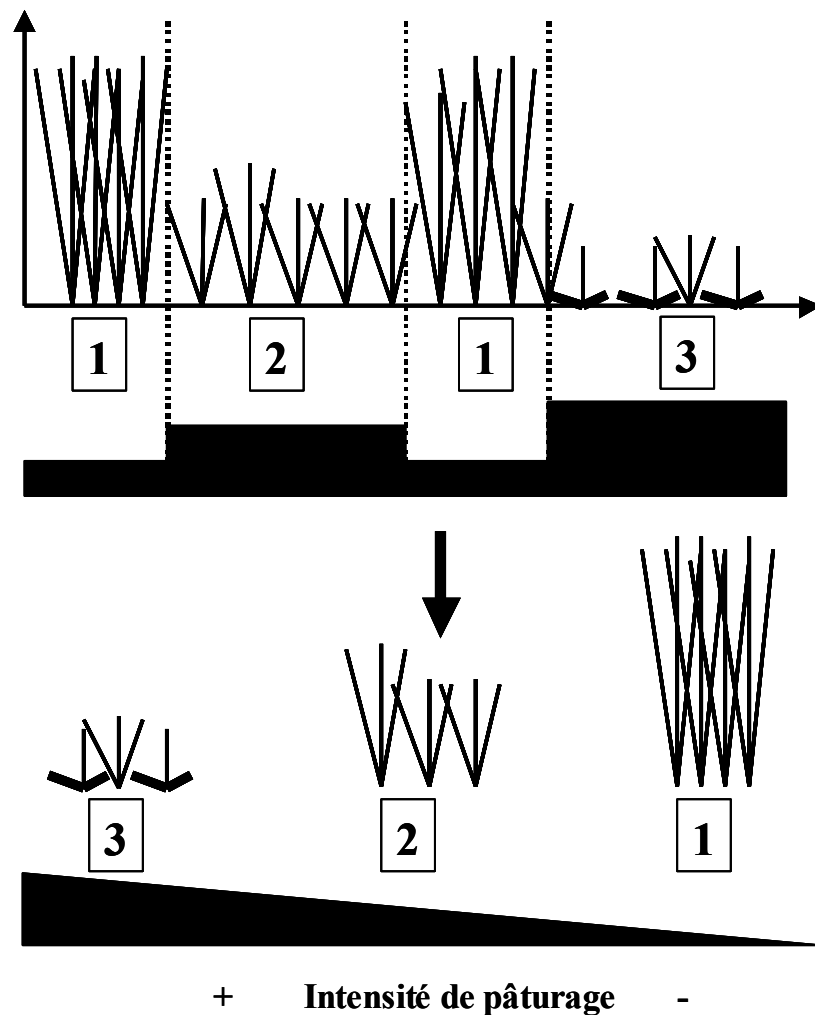


Figure 3.1B. Gradient spatialement discontinu. L'intensité de pâturage est estimée par la structure de végétation (Loucougaray, 2003).

Notre site d'étude est une prairie naturelle humide du Marais Poitevin soumise à un pâturage extensif par de grands herbivores. Un tel pâturage ne conduit pas à la création de gradients linéaires tels que décrits plus haut. Loucugaray (2003) a cependant mis en évidence au sein de cette prairie l'existence d'une mosaïque, composée de patchs de végétation de structures variées. Il a proposé un classement de ces patchs le long d'un gradient d'intensité croissante de pâturage sur la base de leur structure et de leur composition floristique (Fig. 3.1B). L'un des objectifs de ce chapitre est de confronter le classement des différents patchs sur la base de leur composition et celui obtenu par une mesure quantitative du prélèvement de biomasse effectué par les herbivores.

Différentes méthodes peuvent être employées pour quantifier l'intensité du pâturage exercé sur chacun de ces patchs. Le chargement en bétail d'une parcelle fournit une estimation de l'intensité du pâturage mais ne rend pas compte des possibles variations spatiales d'intensité de pâturage au sein de la parcelle (WallisDeVries *et al.*, 1998; Fleurance *et al.*, 2001; Ménard *et al.*, 2002). Il est également possible de comparer la biomasse de la végétation pâturée à la biomasse de la végétation protégée des herbivores. Cependant cette méthode ne tient pas compte de possibles effets, positifs ou négatifs, du pâturage sur la production primaire (McNaughton *et al.*, 1996). De plus, le choix de la date de mesure de la biomasse, généralement au pic de biomasse, peut s'avérer délicat lorsque des espèces végétales de phénologie très différentes sont présentes dans la communauté. McNaughton *et al.* (1996) suggèrent d'utiliser la méthode des « exclos mobiles » afin de pouvoir estimer, tout au long d'une période, à la fois la production primaire en situation pâturée et la quantité de végétation consommée. Cette méthode permet d'exprimer l'intensité de pâturage subie par la végétation en fonction de la proportion de la production végétale consommée par les herbivores.

Dans cette étude, les différents types de patchs sont caractérisés par une intensité de pâturage donnée, supposée récurrente, année après année. En conséquence, nous nous attendons à ce que les patchs ras, considérés comme les plus intensément pâturés par Loucugaray (2003), soient effectivement soumis à un prélèvement de biomasse plus important comparés aux patchs hauts. Dans cette étude nous nous proposons de quantifier, par la méthode des exclos mobiles, l'intensité du pâturage exercée sur chaque type de patch. Cette mesure sera réalisée pour les patchs des trois communautés végétales qui constituent ce système prairial de marais poldérisé. Sur la base de cette mesure, nous pourrons un classement des patchs en fonction de l'intensité de pâturage et comparer ce gradient à celui proposé par Loucugaray (2003). Nous examinerons enfin l'organisation de différents paramètres biotiques et abiotiques le long de ce gradient.

Tableau 3.1.Pourcentages de recouvrement (\pm ET) des espèces végétales des patchs mésophiles.

Mésophile	Mab	Mcrot	Mhaut	Mbasbo	Mbaseq
Sol nu	0,72 \pm 0,85	1,33 \pm 3,46	2,27 \pm 5,66	4,07 \pm 8,30	7,67 \pm 13,37
<i>Agrostis stolonifera</i>		36,60 \pm 32,13	28,23 \pm 35,95	23,30 \pm 33,40	21,93 \pm 31,08
<i>Alopecurus bulbosus</i>				0,17 \pm 0,91	2,03 \pm 5,18
<i>Bellis perennis</i>					0,17 \pm 0,91
<i>Bromus commutatus</i>		0,40 \pm 1,13	2,63 \pm 4,40	0,50 \pm 1,36	1,87 \pm 4,39
<i>Carex divisa</i>	1,87 \pm 3,79	7,63 \pm 9,69	7,60 \pm 9,59	1,60 \pm 3,92	6,57 \pm 9,96
<i>Cerastium glomeratum</i>		0,03 \pm 0,18	0,07 \pm 0,37	0,13 \pm 0,51	0,03 \pm 0,18
<i>Cynosurus cristatus</i>		0,13 \pm 0,51	2,67 \pm 4,63	0,67 \pm 2,76	3,50 \pm 4,90
<i>Eleocharis palustris</i>			1,33 \pm 7,30		
<i>Elymus repens</i>	94,40 \pm 10,87	48,87 \pm 31,50	37,37 \pm 31,86	4,77 \pm 6,52	7,30 \pm 9,39
<i>Hordeum marinum</i>				5,20 \pm 9,87	
<i>Hordeum secalinum</i>		2,07 \pm 7,01	3,90 \pm 9,42	0,13 \pm 0,57	1,43 \pm 3,97
<i>Hypochoeris radicata</i>					1,17 \pm 4,49
<i>Juncus gerardi</i>	2,73 \pm 9,96		0,83 \pm 3,73	0,73 \pm 2,10	1,07 \pm 3,05
<i>Leontodon taraxacoides</i>					0,23 \pm 0,97
<i>Lolium perenne</i>			9,03 \pm 13,69	52,33 \pm 25,86	31,03 \pm 25,53
<i>Oenanthe fistulosa</i>				0,03 \pm 0,18	
<i>Parapholis strigosa</i>			0,07 \pm 0,37	0,07 \pm 0,37	0,33 \pm 1,83
<i>Ranunculus repens</i>					1,17 \pm 4,86
<i>Ranunculus sardous</i>					0,23 \pm 0,97
<i>Trifolium fragiferum</i>			0,33 \pm 1,83	1,77 \pm 3,99	4,70 \pm 9,50
<i>Trifolium squamosum</i>					1,07 \pm 3,05

La composition spécifique a été relevée en juillet 2002 dans 15 quadrats de 25 cm x 25 cm pour chaque patch de végétation.

Tableau 3.2.Pourcentages de recouvrement (\pm ET) des espèces végétales des patchs hygrophiles.

Hygrophile	Hab	Hcrot	Hmoyeq	Hmoybo	Hras
Sol nu	4,66 \pm 12,04	0,50 \pm 2,01	14,90 \pm 18,58	5,33 \pm 12,24	35,33 \pm 26,75
<i>Agrostis stolonifera</i>	39,60 \pm 32,61	67,93 \pm 22,77	33,87 \pm 26,03	41,73 \pm 33,36	15,33 \pm 17,48
<i>Alopecurus bulbosus</i>			1,13 \pm 5,47	0,17 \pm 0,91	2,63 \pm 5,17
<i>Alopecurus geniculatus</i>				0,03 \pm 0,18	1,27 \pm 5,37
<i>Baldellia ranunculoides</i>				0,50 \pm 1,11	
<i>Bellis perennis</i>			0,03 \pm 0,18		0,47 \pm 1,94
<i>Bromus commutatus</i>					0,03 \pm 0,18
<i>Carex divisa</i>	19,47 \pm 26,13	6,50 \pm 13,79	0,33 \pm 1,83	1,13 \pm 4,93	0,10 \pm 0,55
<i>Cerastium glomeratum</i>					
<i>Cynosurus cristatus</i>					
<i>Eleocharis palustris</i>	8,73 \pm 22,06	6,90 \pm 8,24	3,57 \pm 8,74	4,53 \pm 10,52	3,40 \pm 5,67
<i>Elymus repens</i>	9,87 \pm 18,80	1,17 \pm 6,39		1,90 \pm 3,76	0,93 \pm 4,56
<i>Epilobium tetragonum</i>	3,33 \pm 12,47			0,03 \pm 0,18	
<i>Galium debile</i>	1,67 \pm 5,05	5,00 \pm 11,76	1,43 \pm 3,82	2,37 \pm 9,98	1,13 \pm 2,26
<i>Gaudinia fragilis</i>			0,17 \pm 0,91		
<i>Glyceria fluitans</i>	2,33 \pm 5,04	0,17 \pm 0,91	4,43 \pm 10,25	27,27 \pm 34,38	0,07 \pm 0,37
<i>Hordeum marinum</i>			0,17 \pm 0,91	0,60 \pm 3,29	
<i>Hordeum secalinum</i>		0,17 \pm 0,91	0,17 \pm 0,91	0,20 \pm 0,61	
<i>Hypochoeris radicata</i>					0,50 \pm 2,74
<i>Inula britannica</i>	1,8 \pm 2,76				
<i>Juncus articulatus</i>	0,67 \pm 2,49	0,17 \pm 0,91	4,83 \pm 10,21	0,73 \pm 1,62	1,30 \pm 3,86
<i>Juncus gerardi</i>				2,87 \pm 14,58	2,80 \pm 8,35
<i>Leontodon autumnalis</i>			0,17 \pm 0,91		0,10 \pm 0,55
<i>Leontodon taraxacoides</i>			0,83 \pm 4,56		2,13 \pm 5,62
<i>Lolium perenne</i>		0,33 \pm 1,83	0,50 \pm 2,74	4,43 \pm 13,08	2,23 \pm 7,60
<i>Mentha pulegium</i>		1,17 \pm 4,09	3,80 \pm 11,77	0,10 \pm 0,40	1,40 \pm 4,52
<i>Oenanthe fistulosa</i>	0,67 \pm 2,49	0,37 \pm 0,81	0,77 \pm 2,06	0,63 \pm 2,75	0,40 \pm 0,93
<i>Parapholis strigosa</i>				0,17 \pm 0,91	
<i>Ranunculus repens</i>	0,33 \pm 1,25	9,00 \pm 14,59	1,23 \pm 3,33	1,43 \pm 4,56	
<i>Ranunculus sardous</i>			1,83 \pm 3,56	0,33 \pm 1,09	1,70 \pm 4,54
<i>Trifolium fragiferum</i>		0,13 \pm 0,73	14,77 \pm 21,73	1,33 \pm 5,71	19,97 \pm 20,83
<i>Trifolium michelianum</i>				0,45 \pm 1,92	0,07 \pm 0,37
<i>Trifolium resupinatum</i>					0,07 \pm 0,37
<i>Trifolium squamosum</i>			0,83 \pm 4,56	0,87 \pm 3,55	0,33 \pm 1,83

La composition spécifique a été relevée en juillet 2002 dans 15 quadrats de 25 cm x 25 cm pour chaque patch de végétation.

Tableau 3.3.Pourcentages de recouvrement (\pm ET) des espèces végétales des patchs méso-hygrophiles.

Méso-hygrophile	Mhab	Mhjbo	Mhjeq	MhHm	MhPcHm	MhPc
Sol nu	1,67 \pm 6,24	2,55 \pm 6,77	10,32 \pm 18,21	10,86 \pm 9,90	4,85 \pm 6,32	12,73 \pm 10,08
<i>Agrostis stolonifera</i>	3,07 \pm 7,65	13,75 \pm 23,11	3,45 \pm 7,24		4,30 \pm 13,89	
<i>Alopecurus bulbosus</i>		5,60 \pm 8,38	8,75 \pm 11,01	33,69 \pm 4,91	9,95 \pm 15,15	14,09 \pm 3,27
<i>Atriplex hastata</i>	0,33 \pm 1,25					
<i>Bellis perennis</i>		0,10 \pm 0,45	0,20 \pm 0,62		0,70 \pm 1,42	9,36 \pm 4,47
<i>Bromus commutatus</i>	0,60 \pm 1,36	1,25 \pm 3,46	0,50 \pm 1,54	0,11 \pm 0,12	0,15 \pm 0,49	
<i>Bupleureum tenuissimum</i>					0,50 \pm 2,24	
<i>Carex divisa</i>	4,60 \pm 12,42	6,95 \pm 15,14	3,75 \pm 6,36	3,02 \pm 1,12	4,30 \pm 7,77	3,43 \pm 2,45
<i>Centaurium tenuiflorum</i>			0,25 \pm 0,79			
<i>Cynosurus cristatus</i>		0,45 \pm 1,19	0,50 \pm 1,82		0,10 \pm 0,45	0,25 \pm 0,26
<i>Elymus repens</i>	3,00 \pm 4,40	14,65 \pm 16,09	13,10 \pm 21,57	0,60 \pm 0,43	2,05 \pm 4,15	0,36 \pm 0,27
<i>Epilobium tetragonum</i>	0,47 \pm 1,31					
<i>Galium debile</i>			0,50 \pm 1,54		0,05 \pm 0,22	
<i>Gaudinia fragilis</i>		0,25 \pm 1,12	0,20 \pm 0,89			
<i>Glyceria fluitans</i>					0,25 \pm 1,12	
<i>Hordeum marinum</i>		1,25 \pm 3,49	0,75 \pm 2,45	42,18 \pm 6,26	9,65 \pm 21,39	1,45 \pm 0,91
<i>Hordeum secalinum</i>	0,87 \pm 3,24	3,15 \pm 4,55	5,00 \pm 7,25		1,60 \pm 3,99	
<i>Hypochoeris radicata</i>		0,50 \pm 2,24	0,95 \pm 3,43			
<i>Juncus gerardi</i>	77,47 \pm 29,12	34,65 \pm 25,87	32,25 \pm 24,30	4,29 \pm 1,94	8,85 \pm 10,16	15,00 \pm 4,21
<i>Lolium perenne</i>		7,10 \pm 16,78	4,30 \pm 10,24	1,57 \pm 0,89	27,10 \pm 27,00	0,68 \pm 0,50
<i>Leontodon taraxacoides</i>		0,10 \pm 0,45	2,35 \pm 5,22		0,20 \pm 0,70	
<i>Plantago coronopus</i>		0,20 \pm 0,62	0,60 \pm 2,26		2,15 \pm 4,96	46,00 \pm 3,16
<i>Parapholis strigosa</i>		3,80 \pm 4,97	3,15 \pm 5,52	7,02 \pm 3,01	7,40 \pm 11,68	3,56 \pm 1,83
<i>Ranunculus sardous</i>			0,75 \pm 2,45			
<i>Spergularia marina</i>			0,50 \pm 2,24			
<i>Trifolium fragiferum</i>		1,35 \pm 2,74	1,00 \pm 3,48		9,05 \pm 14,01	
<i>Trifolium ornithopodioides</i>				4,46 \pm 2,05		1,78 \pm 1,01
<i>Trifolium resupinatum</i>			1,15 \pm 2,03	1,17 \pm 1,24		0,25 \pm 0,26
<i>Trifolium squamosum</i>			2,35 \pm 3,69	1,87 \pm 1,20	1,30 \pm 3,64	3,79 \pm 1,83

La composition spécifique a été relevée en juillet 2002 dans 15 quadrats de 25 cm x 25 cm pour chaque patch de végétation.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Localisation

L'ensemble de cette étude a été réalisée au sein du dispositif expérimental situé sur le communal des Magnils-Reigniers (Vendée). Les différentes mesures ont été effectuées pour 13 patchs de végétation décrits par Loucugaray (2003) au sein des trois communautés végétales de cette prairie ainsi que, le cas échéant au sein des trois communautés végétales non pâturées (Tab. 3.1, tab. 3.2 et tab. 3.3). Les huit patchs issus d'un pâturage équin sont étudiés au sein de deux enclos de deux hectares pâturés par deux équins chacun et les cinq patchs issus d'un pâturage bovin sont étudiés au sein de deux enclos de un hectare pâturés par deux génisses chacun (cf. Dispositif expérimental). L'ensemble des mesures a été réalisée durant la saison de pâturage 2002.

2.2. Prélèvement de biomasse par les herbivores

L'intensité de pâturage exercée sur chacun des patchs est estimée comme la quantité de biomasse végétale consommée par les herbivores relative à la biomasse produite par la végétation (4 réplicats par patch). Comme la production primaire n'a été mesurée que sur une période réduite (10 semaines, de la mi-avril à la fin juin, à partir de la mise à l'herbe des herbivores, et incluant le pic de biomasse) nous avons choisi de considérer la quantité de biomasse disponible pour les herbivores comme la somme de la production primaire et de la biomasse initiale sur la période d'étude. L'intensité de pâturage est alors exprimée comme suit :

Consommation / (biomasse initiale + production primaire).

Pour mesurer la production primaire en situation pâturée et la quantité de biomasse prélevée par les herbivores dans chacun des patchs, nous avons utilisé la méthode des « exclos mobiles » (McNaughton *et al.*, 1996). Pour chacun des patchs étudiés, un exclos mobile est placé sur un patch préalablement pâturé pour une durée de 15 jours. Au terme de ces 15 jours les exclos mobiles sont déplacés vers un autre patch précédemment pâturé. Cinq périodes successives sont réalisées, soit une durée de 10 semaines. La production primaire est calculée sur une période de 15 jours comme l'augmentation de biomasse végétale entre le début et la fin de la période de protection de 15 jours. La consommation sur 15 jours est calculée comme la différence entre la biomasse végétale à la fin des 15 jours de protection et la biomasse végétale en situation normalement pâturée. Sur cette période de 15 jours les variations négatives sont considérés comme égales à zéro. La production primaire et la consommation sur les 10 semaines de l'étude sont obtenues en sommant les valeurs

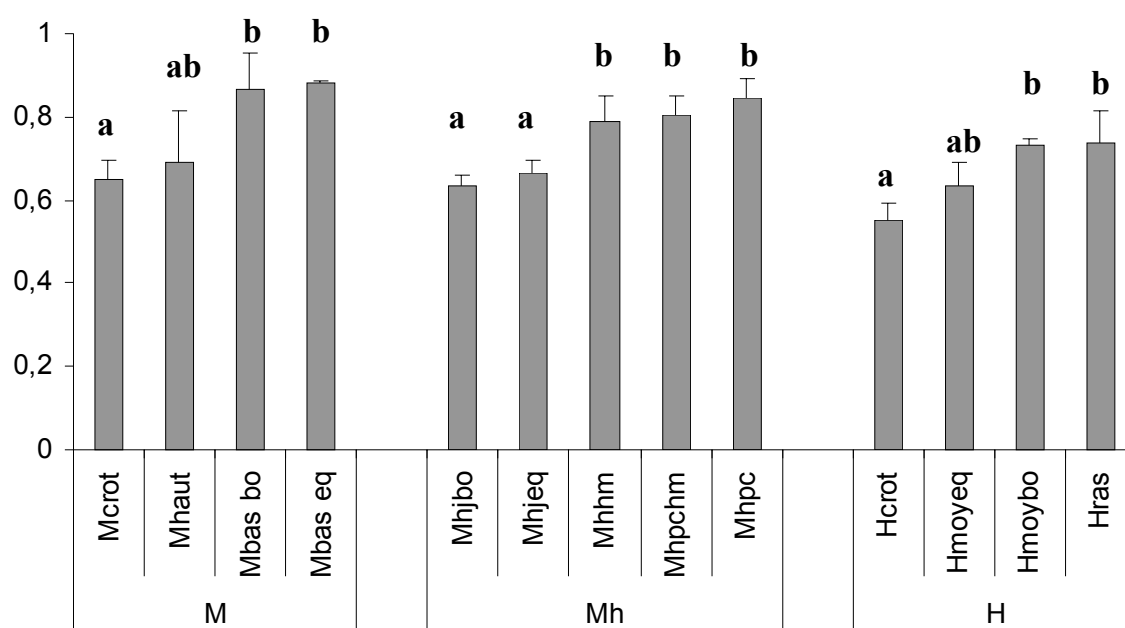


Figure 3.2. Taux d'utilisation de la biomasse disponible par les herbivores dans les différents patchs de végétation mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophile (H). Les lettres indiquent l'absence de différence significative au sein de chaque communauté (test post-hoc de Fisher).

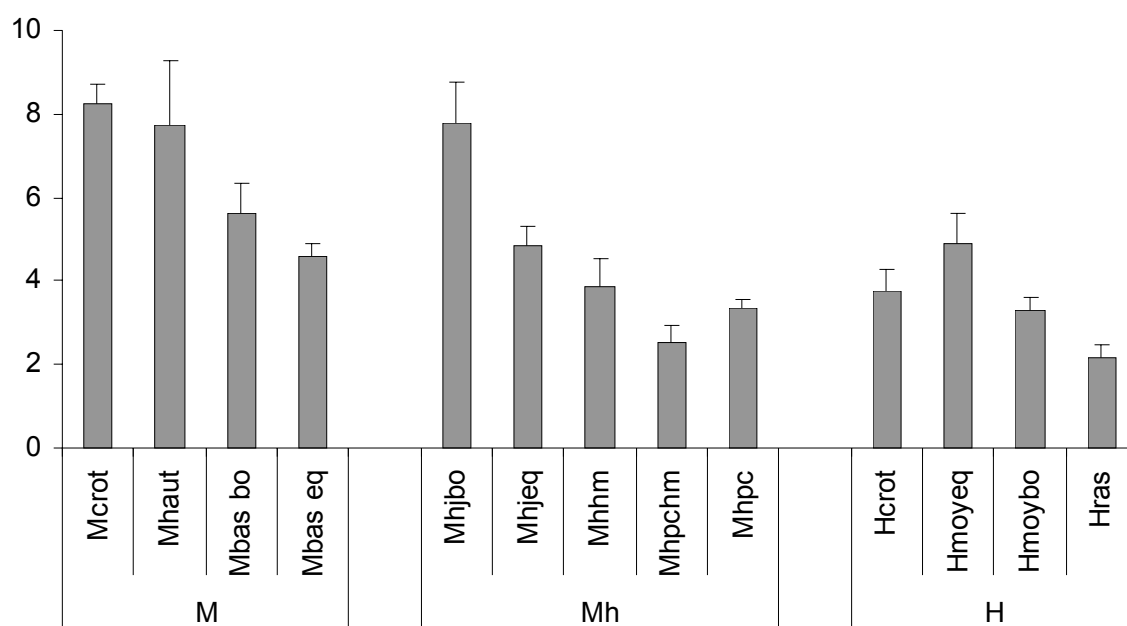


Figure 3.3. Quantité de végétation prélevée par les herbivores ($\text{g de MS m}^{-2} \text{j}^{-1}$) dans les différents patchs de végétation mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophile (H). **2.4. Biomasse végétale**

Tableau 3.4.

Comparaison de (1) l'intensité de pâturage estimée sur la base de la structure de végétation par Loucugaray (2003) et de (2) l'intensité du prélèvement mesurée dans cette étude pour chacun des patchs de végétation.

			Méthodes					
Communauté	Patch	Herbivore	(1) Via structure de végétation				(2) Via prélèvement	
			Fèces	Hauteur	Intensité	Rang	Intensité	Rang
Mésophile								
	Mab	Abandon	-	++++	-	0	0	0
	Mcrot	Equins	+++	++++	+	1	64.9±4.9 a	1
	Mhaut	Bovins	++	+++	++	2	68.9±12.7 ab	2
	Mbas bo	Bovins	+	+	++++	4	86.8±8.7 b	3
	Mbas eq	Equins	-	+	+++	3	88.2±0.5 b	4
Mésohygrophile								
	Mhab	Abandon	-	++++	-	0	0	0
	Mh Er	Bovins	+	+++	+	1	-	-
	Mhj bo	Bovins	+	++	++	2	63.4±2.8 a	1
	Mhj eq	Equins	-	++	++	2	66.5±3.0 a	2
	Mh Hm	Equins	-	++	+++	3	79.1±6.0 b	3
	Mh Pc/Hm	Bovins	+	++	+++	3	80.3±4.9 b	4
	Mh Pc	Equins	-	+	++++	4	84.7±4.6 b	5
Hygrophile								
	Hab	Abandon	-	+++	-	0	0	0
	Hcrot	Equins	+++	+++	+	1	55.1±4.2 a	1
	Hmoy eq	Equins	-	++	+++	3	63.6±5.4 ab	2
	Hmoy bo	Bovins	++	++	+++	3	72.9±1.6 b	3
	Hras	Equins	-	+	++++	4	73.8±7.4 b	4

Le signe – indique une absence et le nombre de signes + indique une importance croissante du phénomène, d'après Loucugaray (2003). La valeur d'intensité de pâturage est exprimée en % de biomasse disponible consommée ± ES. Les lettres semblables indiquent l'absence de différence significative entre d'intensité de pâturage mesurée entre les différents patchs d'une même communauté (test post-hoc de Fisher).

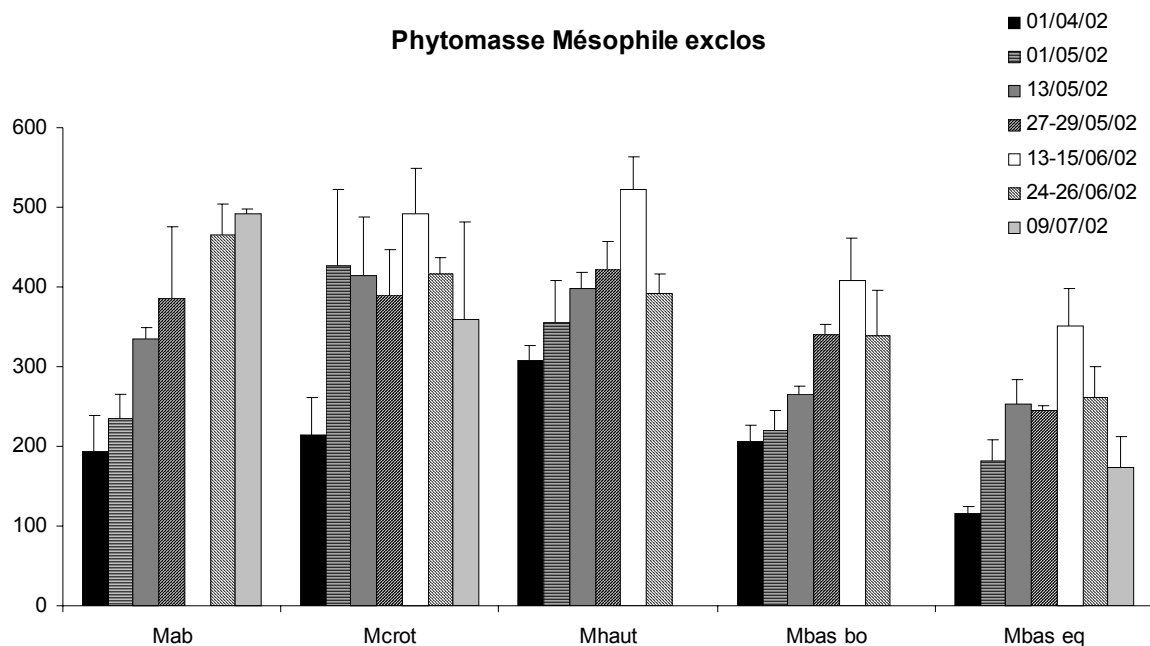


Figure 3.4. Evolution de la biomasse végétale aérienne ($\text{g MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs mésophiles en exclos au cours de la saison de pâturage. Les biomasses de la végétation de l'exclos de long terme (Mab) sont indiquées comme référence.

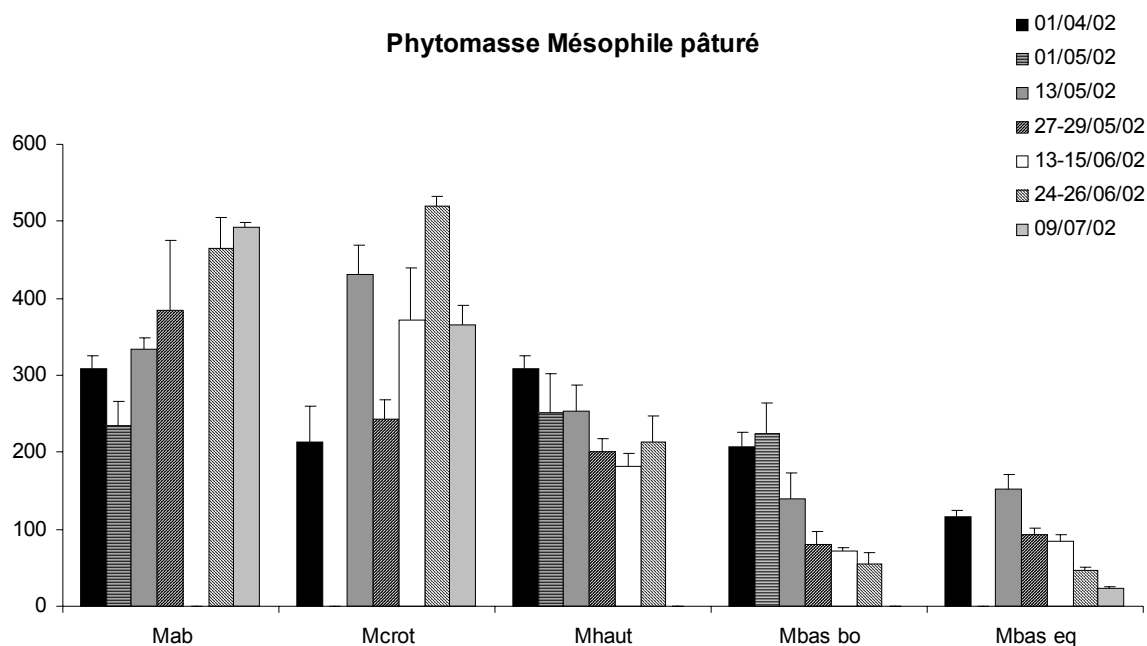


Figure 3.5. Evolution de la biomasse végétale aérienne ($\text{g MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs mésophiles pâturés au cours de la saison de pâturage. Les biomasses de la végétation de l'exclos de long terme (Mab) sont indiquées comme référence.

de chaque période de 15 jours (voir Chapitre III pour plus de détails).

La quantité de biomasse végétale aérienne a été mesurée tous les 15 jours pour chacun des patchs en situation pâturée ainsi qu'en situation de protection vis à vis des herbivores pour la durée de la saison de pâturage 2002. La litière et la phytomasse ont été triées puis pesées après avoir été séchées 48h à 65°C.

2.3. Dépôt de fèces et piétinement

La densité des fèces a été estimée sur une période de trois semaines par un dénombrement exhaustif et en continu du nombre de fèces déposées (Barbier, 2002). Pour chaque patch cette densité est ensuite exprimée en nombre de fèces par m² et par jour. L'impact du piétinement sur la compaction du sol a été estimée à l'aide d'un pénétromètre. Cet appareil permet de mesurer la compaction d'un sol en fonction de sa résistance à la pénétration. Les mesures ont été réalisées dans chacun des patchs (10 répliquats spatialement distincts par patchs et 10 mesures dans chaque répliquat) et les résultats sont exprimées en Mpa.

2.4. Caractéristiques abiotiques des sols

Au sein de chaque patch, des échantillons de sol ont été prélevés mensuellement dans les dix premiers centimètres du sol, de mars à juillet 2001 et de avril à septembre 2002. La mesure du poids et du poids sec (48 h à 120 °C) de ces échantillons en laboratoire nous a permis de calculer la teneur en eau des sols au cours de la saison de pâturage. Le ratio en C et N de ces sols été également mesuré à l'aide d'un autoanalyseur (Perkin Elmer Instrument) en juin 2002.

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1. Intensité de pâturage et prélèvement de biomasse

L'intensité de pâturage mesurée sur la durée de cette étude varie entre les différents patchs de végétation pour chacune des trois communautés (ANOVA, M : F= 2,95 ; p<0,05 ; Mh : F= 5,92 ; p<0,01 ; H : F= 4,01 ; p< 0,05). Ce résultat étaye donc l'existence d'un gradient spatial significatif d'intensité de pâturage au sein de la prairie (Fig. 3.2). La proportion de la biomasse végétale disponible consommée par les herbivores varie de 50% à 80%. Ces valeurs apparaissent

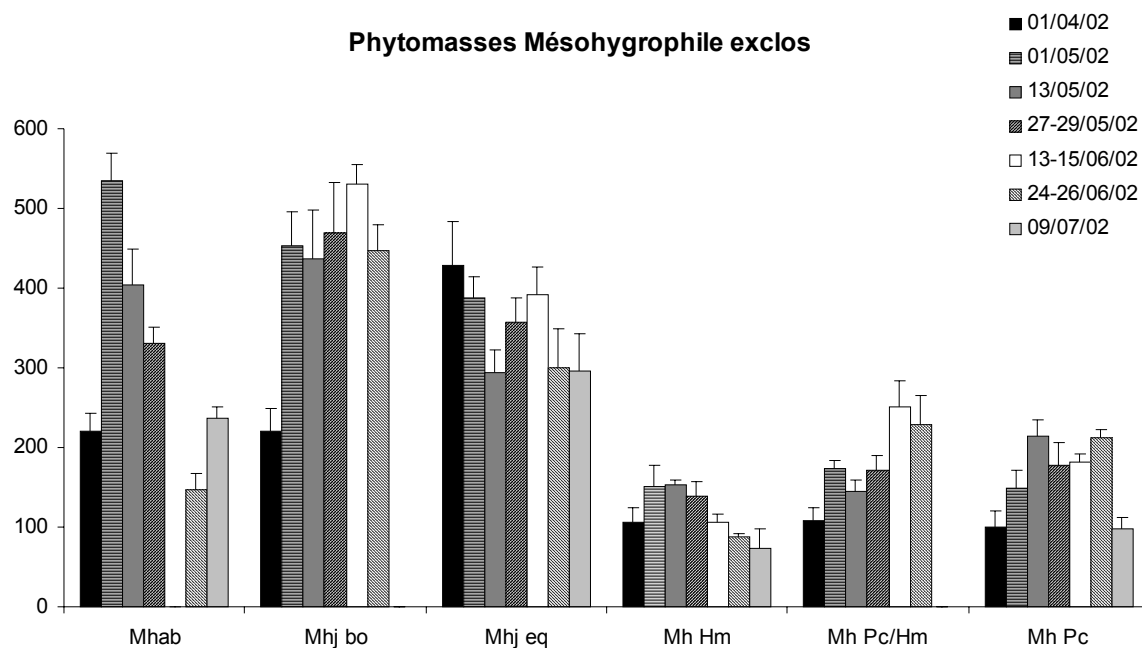


Figure 3.6. Evolution de la biomasse végétale aérienne ($\text{g MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs mésophiles en exclos au cours de la saison de pâturage. Les biomasses de la végétation de l'exclos de long terme (Mhab) sont indiquées comme référence.

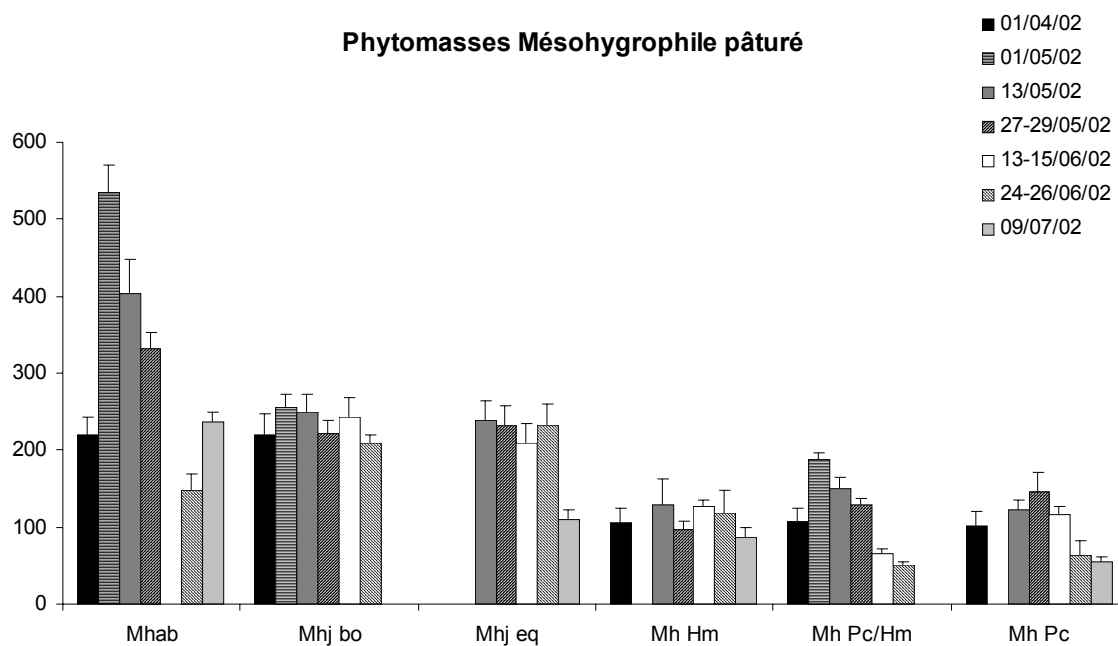


Figure 3.7. Evolution de la biomasse végétale aérienne ($\text{g MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs méso-hygrophiles pâturés au cours de la saison de pâturage. Les biomasses de la végétation de l'exclos de long terme (Mhab) sont indiquées comme référence.

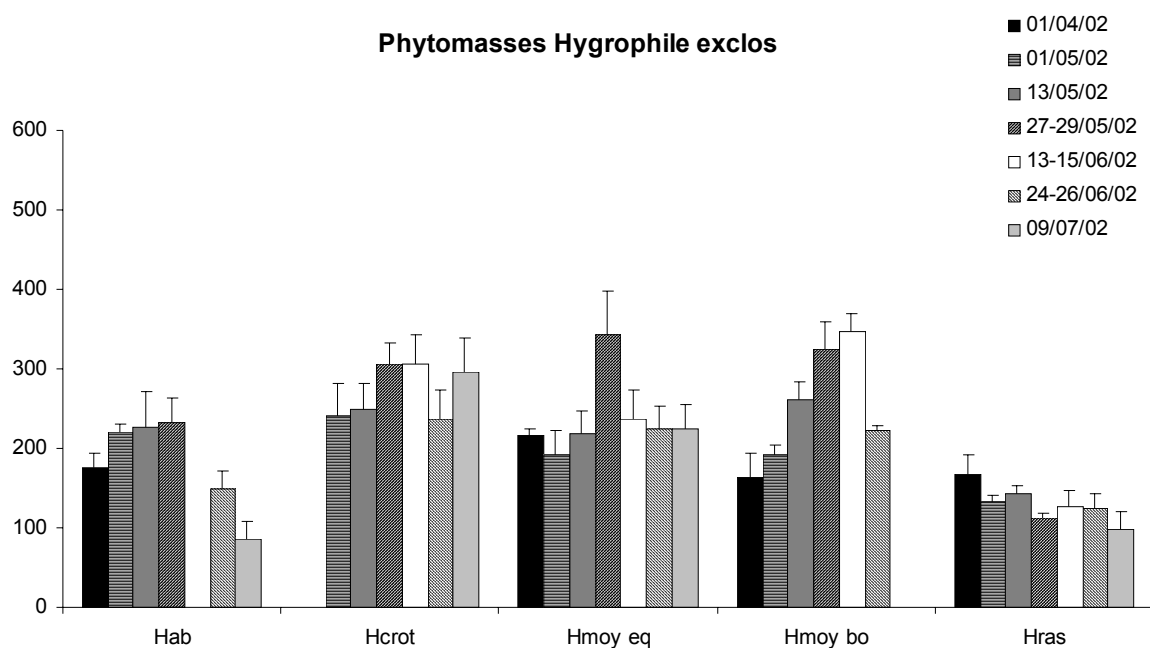


Figure 3.8. Evolution de la biomasse végétale aérienne ($\text{g MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs mésophiles en exclos au cours de la saison de pâturage. Les biomasses de la végétation de l'exclos de long terme (Hab) sont indiquées comme référence.

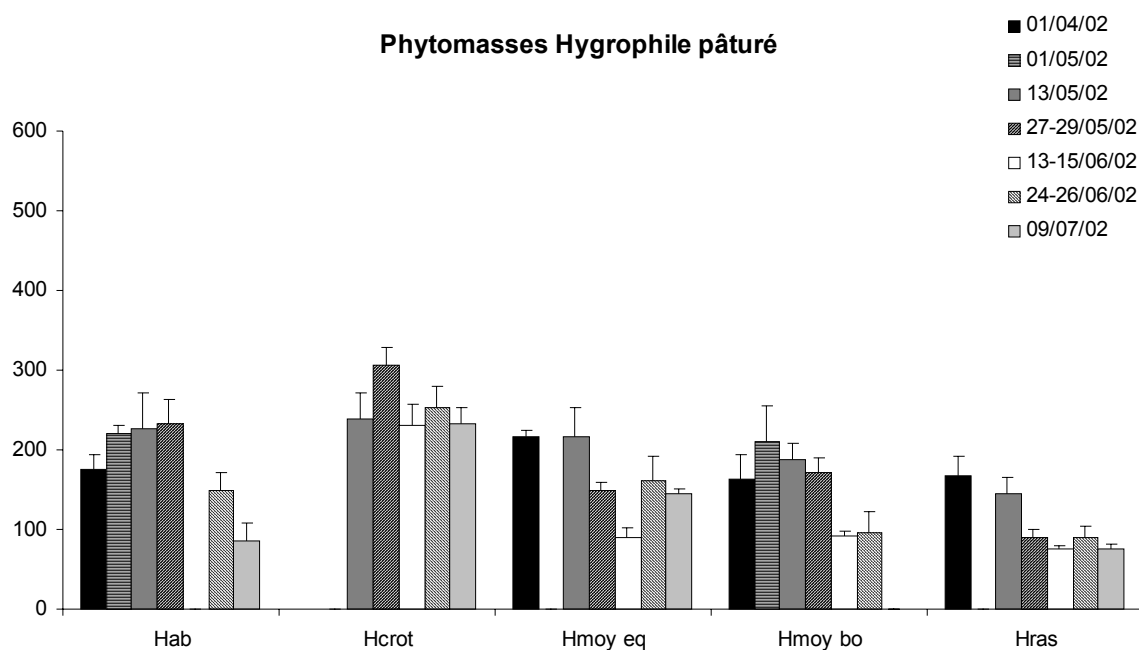


Figure 3.9. Evolution de la biomasse végétale aérienne ($\text{g MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs mésophiles pâturés au cours de la saison de pâturage. Les biomasses de la végétation de l'exclos de long terme (Hab) sont indiquées comme référence.

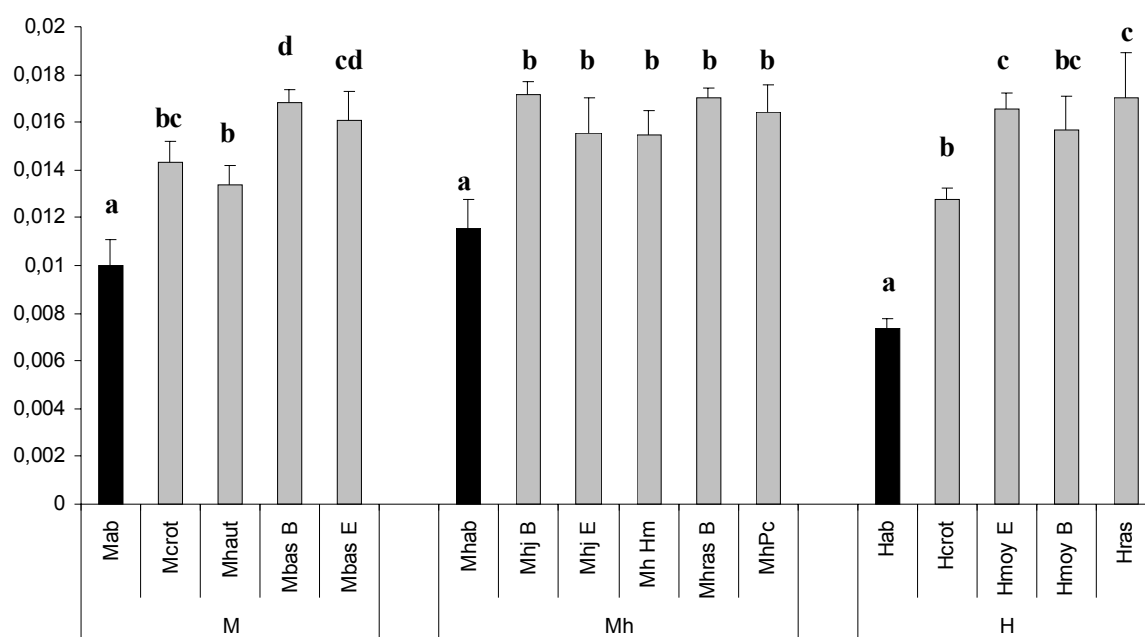


Figure 3.10. Compaction des sols, estimée par résistance à la pénétration (MPa \pm ES), des différents patches de végétation mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophile (H). Les lettres indiquent l'absence de différence significative au sein de chaque communauté (test post-hoc de Fisher).

relativement élevées comparées à ce qui a été observé dans différentes études de systèmes pâturés (Milchunas et Lauenroth, 1993; Conant, 2002). McNaughton *et al.* (1996) notent qu'il est probable que l'utilisation de la méthode des exclos mobiles conduise à une relative surestimation de la consommation et de l'intensité de pâturage.

Au sein de chaque communauté végétale, l'intensité de prélèvement mesurée est significativement plus faible pour les patchs de végétation haute (e.g. Mcrot, Mhj bo et Hcrot) que pour les patchs de végétation rase (e.g. Mbas eq, Mh Pc et Hras). Le classement des patchs en fonction de leur intensité de pâturage est conforme au classement effectué par Loucougaray (2003) sur la base de la hauteur moyenne de végétation et des formes de vies des espèces (Tab. 3.4). Ce résultat nous permet de confirmer que la structure de végétation des patchs coïncide avec des variations quantitatives d'intensité de pâturage.

La consommation de biomasse végétale par les herbivores décroît depuis les patchs faiblement pâturés jusqu'au patchs intensément pâturés (Fig. 3.3). Il est intéressant de noter que, dans les patchs de végétation haute, un prélèvement d'un faible pourcentage de biomasse équivaut à une faible pression pour la végétation considérée mais équivaut à une quantité totale de biomasse importante prélevée par l'herbivore. A l'inverse, dans les patchs ras, une consommation d'une quantité plus faible de végétation correspond en fait à une plus grande proportion de la production de biomasse totale de la végétation. Cet effort de prélèvement des herbivores sur les patchs ras où la biomasse végétale est disponible en plus faible quantité pourrait être lié à la meilleure qualité nutritive de la végétation de ces patchs (Fleurance *et al.*, 2001; Loucougaray, 2003).

3.2. Biomasse végétale

Les différents patchs de végétation présentent de grandes variations de biomasse au cours de la saison de végétation (Figs. 3.4 à 3.9). On distingue aisément des patchs de végétation haute avec une biomasse importante opposés à des patchs de végétation basse avec une biomasse plus faible dans chacune des communautés végétales pâturées. Sur la période d'étude, la consommation de biomasse par les herbivores excède généralement la production végétale sur cette même période. En conséquence, on observe que la biomasse végétale de nombreux patchs de végétation décroît au cours de la saison en situation pâturée tandis qu'elle augmente en situation de protection vis-à-vis des herbivores. En situation de protection, le pic de biomasse de la plupart de ces patchs est réalisé vers la mi-juin. Néanmoins la date de ce pic varie entre les patchs et souligne qu'il est délicat d'effectuer des comparaisons des différents patchs sur la base d'une seule date d'échantillonnage.

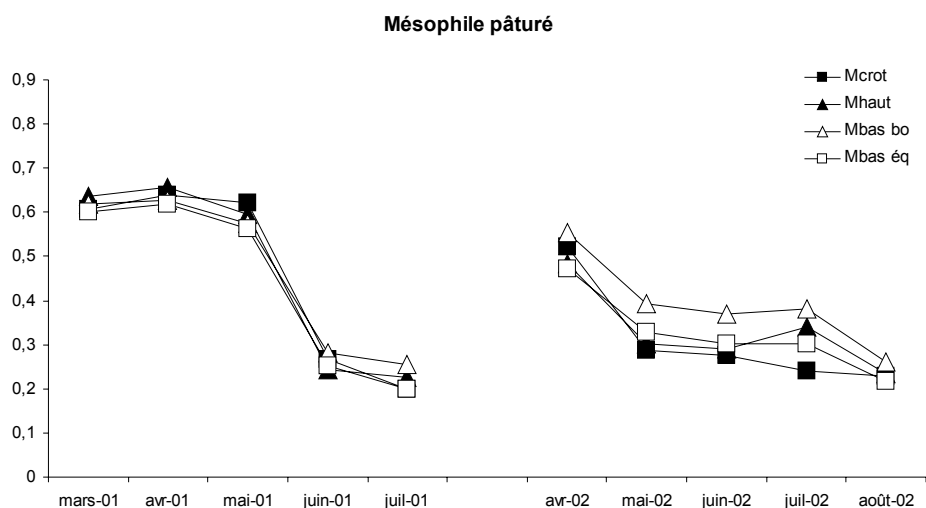


Figure 3.11A. Teneur pondérale en eau des sols des patches pâturés mésophiles

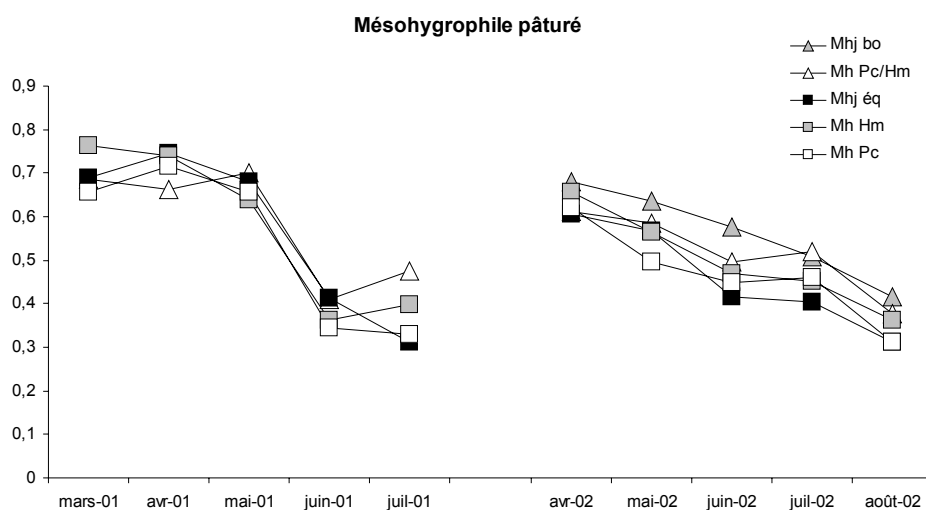


Figure 3.11B. Teneur pondérale en eau des sols des patches pâturés méso-hygrophiles

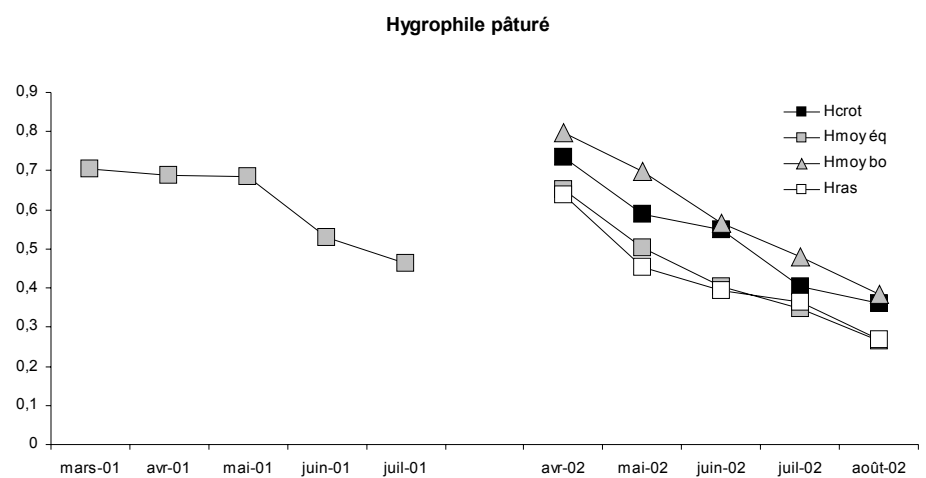


Figure 3.11C. Teneur pondérale en eau des sols des patches pâturés hygrophiles

3.3. Caractéristiques des sols

La compaction des sols varie selon les patchs, ce qui peut être relié aux variations de la fréquentation du bétail selon ces patchs (ANOVA, M : $F= 11,10$; $p<0,001$; Mh : $F= 5.43$; $p<0,01$; H : $F= 16,30$; $p< 0,001$). Les plus faibles valeurs de compaction sont relevées dans les communautés de l'exclos tandis que le sol des zones de végétation pâturée présentent une compaction plus élevée (Fig. 3.10). Dans les communautés mésophiles et hygrophiles on constate en outre que la compaction des sols augmentent en fonction de l'intensité croissante du pâturage. Les patchs pâturés méso-hygrophiles de pente présentent une compaction du sol importante, quelle que soit l'intensité de pâturage exercée sur les patchs. Tournade (1993) a proposé que la situation en pente de cette communauté contribuait à accentuer l'effet de compaction des sols par le piétinement des herbivores.

La teneur en eau des sols n'apparaît pas affectée par l'intensité de pâturage mais montre une importante évolution saisonnière. En hiver, seuls les patchs situés dans les dépressions sont inondés tandis que les patchs des replats mésophiles ne le sont pas et que la végétation méso-hygrophile de pente est inondée quelques semaines par an. Néanmoins, quel que soit le patron d'inondation des communautés, on observe que les sols sont fortement saturés en eau au printemps (60 à 70%) et s'assèchent très fortement au cours de l'été pour atteindre des teneurs en eau gravimétriques beaucoup plus faibles (30 à 40%) (Fig. 3.11). Au sein d'une communauté végétale, les variations entre les patchs sont très faibles. Ce résultat tend à montrer que les conditions abiotiques sont probablement plus favorables en été pour l'activité biologique des sols et en particulier pour les organismes aérobies tels que les microorganismes nitrifiants.

Le ratio C/N des sols (Fig. 3.12) ainsi que leur teneur en azote totale (Fig. 3.13) sont relativement peu variables entre les différents patchs d'une même communauté. La teneur moyenne en azote total des sols est relativement élevée ce qui peut s'expliquer par la teneur importante en matière organique de ce sol superficiel et est cohérent avec les mesures réalisées antérieurement (Loucougaray, 2003). De façon générale, le ratio C/N des sols, qui varie de 9 à 12, indique une bonne activité biologique de ces sols.

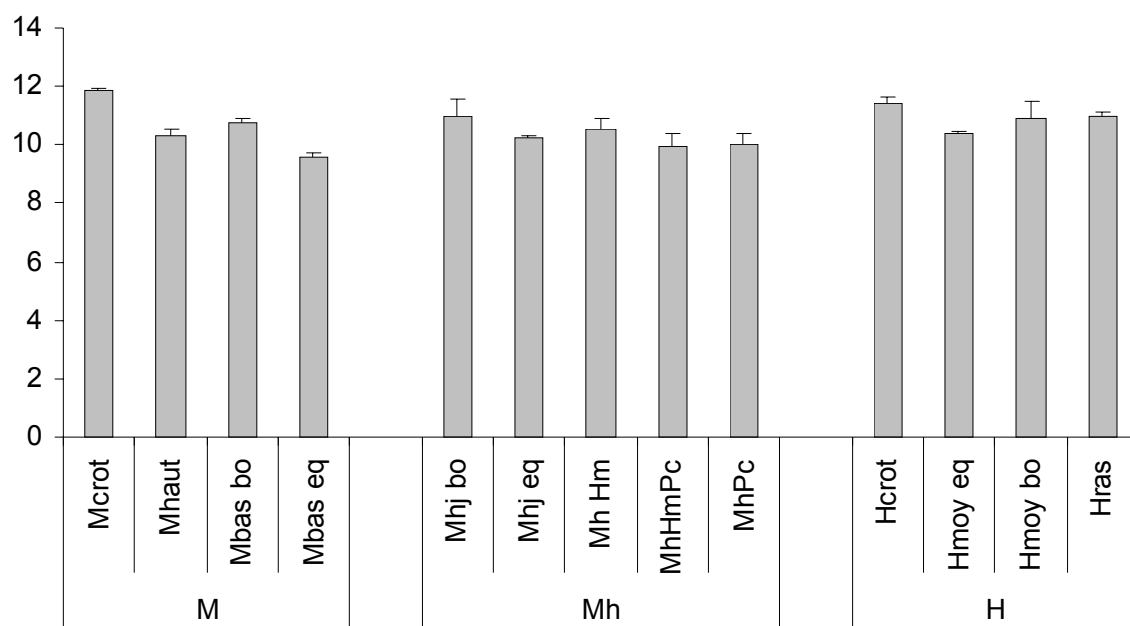


Figure 3.12. Ratio C/N du sol (\pm ES) des différents patches de végétation mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophile (H).

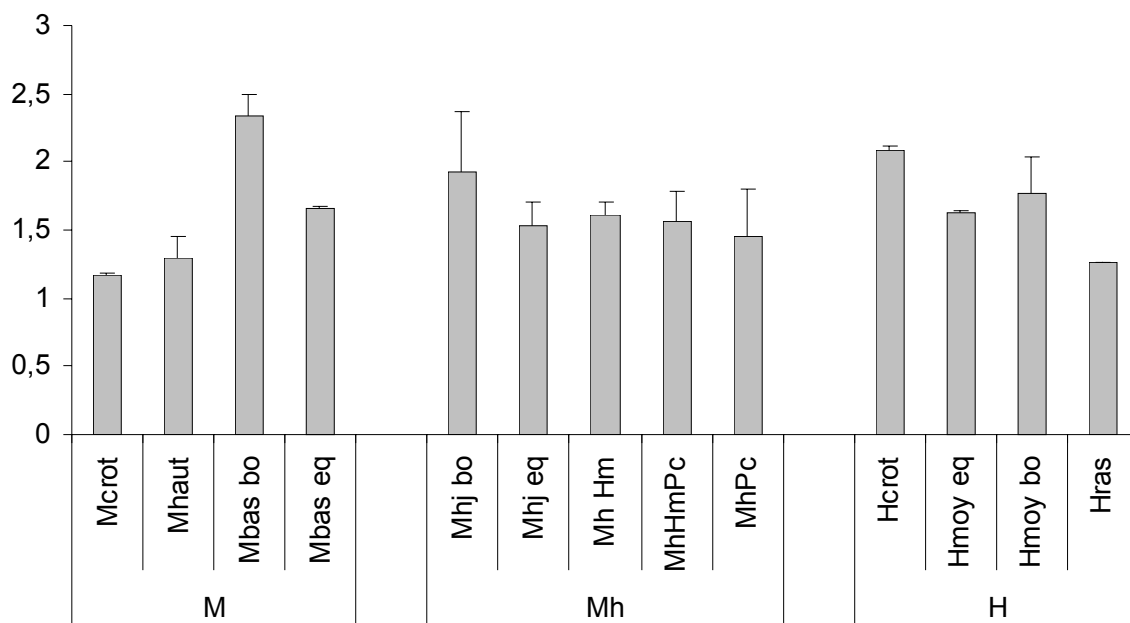


Figure 3.13. Pourcentage d'azote total du sol (\pm ES) des différents patches de végétation mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophile (H).

3.4. Densité de dépôt de fèces

La répartition des fèces des équins ou des bovins n'est pas aléatoire au sein de la prairie (Barbier, 2002). Le nombre de fèces recensé par patch n'est pas proportionnel à la surface de chaque patch. Dans le cas des équins, il apparaît nettement que les patchs de végétation peuvent être classés en deux groupes : d'une part, des patchs faiblement pâturés avec un dépôt de fèces et, d'autre part, des patchs intensément pâturés avec peu ou pas de fèces (Fig. 3.14). Ce comportement des équins est bien connu et pourrait permettre à ces herbivores d'éviter une ré-infestation par des parasites intestinaux (Fleurance *et al.*, 2001). Dans le cas des bovins, la densité de fèces tend à augmenter avec l'intensité de pâturage, ce qui pourrait s'expliquer par le fait que les bovins passent plus de temps dans ces derniers patchs. La relation entre l'intensité de pâturage et la densité de fèces n'est toutefois pas significative et l'ensemble des patchs pâturés par les bovins reçoivent des fèces, quel que soit l'intensité de pâturage à laquelle ils sont soumis. Il faut noter que l'évaluation de la densité de fèces a été réalisée sur la base d'un dénombrement et ne prend pas en compte la masse moyenne des bouses et crottins. Dans cette prairie la masse des équins est supérieure à celle des bovins et de même la masse moyenne d'un crottin apparaît supérieure à celle d'une bouse. Par conséquent, il n'est pas possible d'estimer la quantité du retour de nutriments entre les patchs bovins et équins sur la seule base du dénombrement de fèces par patch. Il faut noter que les retours d'urine n'ont pu être estimés durant cette étude. En particulier, la question se pose de savoir si les retours d'urine suivent le même patron spatial hétérogène que les fèces ou sont au contraire plus homogène.

4. CONCLUSION

Cette étude a permis de mettre en évidence l'existence d'un gradient spatial d'intensité de pâturage au sein de chacune des trois communautés végétales de la prairie. Chacun des types de patch de végétation peut être à la fois caractérisé sur la base de critères structuraux (composition floristique et hauteur) et par une intensité de pâturage donnée. Différents paramètres varient entre les patchs. Certains de ces paramètres apparaissent liés plus ou moins directement à l'intensité de pâturage que nous avons mesurée (i.e. la compaction des sols, la quantité de biomasse végétale aérienne) et d'autres varient indépendamment de cette intensité (i.e. la densité de fèces, la teneur en eau des sols). La mise en évidence de ce gradient d'intensité de pâturage nous permet de comparer au sein de chacune des communautés végétales l'impact de différents niveaux d'intensité de pâturage sur le fonctionnement de l'écosystème.

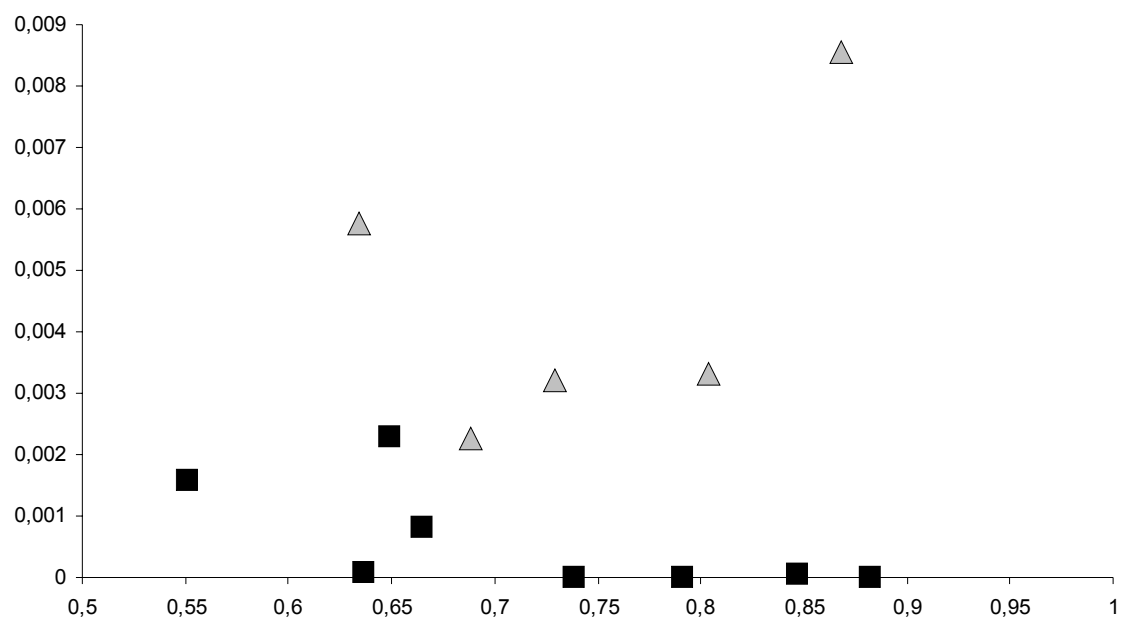


Figure 3.14. Densité de fèces (nb de fèces m⁻² j⁻¹) des patchs pâturés par des équins (carrés noirs) ou par des bovins (triangles gris) en fonction de l'intensité de pâturage exercé sur le patch.

CHAPITRE II :

CONSEQUENCE DU PATRON DE PATURAGE ET DE LA STRUCTURE DE VEGETATION SUR LES VARIATIONS SPATIALES DE LA MINERALISATION NETTE DE L'AZOTE

CHAPITRE II :

CONSEQUENCE DU PATRON DE PATURAGE ET DE LA STRUCTURE DE VEGETATION SUR LES VARIATIONS SPATIALES DE LA MINERALISATION NETTE DE L'AZOTE

RESUME

Le but de cette étude était de déterminer si l'hétérogénéité spatiale de la structure de la végétation de la prairie conduisait à une hétérogénéité spatiale du processus de minéralisation nette de l'azote du sol et par conséquent dans la quantité disponible d'azote minéral pour les plantes. La minéralisation nette de l'azote du sol a été comparée entre différents patches de végétation générés par le pâturage, au sein de deux types de communautés végétales : mésophile et méso-hygrophile.

En situation non pâturée, les taux de minéralisation nette de l'azote du sol ne variaient pas significativement entre les deux communautés végétales et sont restés relativement constant dans le temps. Il est apparu que le pâturage avait deux effets principaux sur le processus de minéralisation de l'azote du sol. Premièrement, il a stimulé significativement la minéralisation de l'azote du sol comparée aux situations non pâturées, et deuxièmement, il a entraîné une hétérogénéité spatiale des taux de minéralisation au sein des enclos pâturés. Cette hétérogénéité spatiale de l'azote disponible pour les plantes est avérée à la fois entre les communautés végétales et au sein des communautés végétales.

Au sein de la communauté végétale méso-hygrophile, la minéralisation nette de l'azote augmentait avec l'intensité de pâturage. Nous suggérons qu'une diminution des apports de carbone vers le sol, liée à l'accroissement de l'intensité du pâturage, pourrait diminuer l'immobilisation microbienne de l'azote.

Par contraste, au sein de la communauté végétale mésophile, la minéralisation nette de l'azote ne variait pas avec l'intensité du pâturage. Cette différence dans la réponse fonctionnelle au pâturage entre les deux communautés végétales pourrait être liée aux différences de traits fonctionnels caractérisant les espèces dominantes le long du gradient de pâturage. Dans le méso-hygrophile, le changement de composition spécifique lié à l'intensité de pâturage conduit au remplacement d'espèces pérennes par des espèces annuelles ce qui pourrait conduire à une amélioration de la qualité de la litière et à une accélération du taux de décomposition. A l'opposé,

dans le mésophile, les espèces pérennes restent dominantes le long du gradient de pâturage ce qui pourrait expliquer l'absence d'effet de l'intensité du pâturage sur la minéralisation de l'azote dans cette communauté.

Nous suggérons qu'à l'échelle d'un patch de végétation, la diminution de biomasse végétale liée au pâturage pourrait réguler l'activité des microorganismes du sol, en relation avec des changements de traits fonctionnels des espèces végétales qui sont susceptibles d'améliorer la décomposabilité de la litière

1. INTRODUCTION

L'azote est le facteur limitant de la production primaire de nombreux écosystèmes terrestres (Vitousek, 1982). Dans les prairies tempérées, les herbivores ont un effet important sur le cycle de l'azote qui influence la production primaire et la conservation de l'azote dans le système (Loreau, 1995; de Mazancourt *et al.*, 1998). De nombreuses études rapportent l'existence d'une stimulation de l'azote par un effet direct du pâturage. Ainsi, le pâturage peut stimuler la minéralisation de l'azote par le dépôt de fèces facilement décomposables et riches en azote (Tracy et Frank, 1998; Hatch *et al.*, 2000; Semmartin et Oosterheld, 2001) ainsi que par une facilitation de l'incorporation de la litière à la matière organique du sol par le piétinement (Zacheis *et al.*, 2002). La végétation joue également un rôle important dans le cycle de l'azote (Knops *et al.*, 2002) et les herbivores peuvent influencer indirectement la minéralisation de l'azote via des modifications de la biomasse végétale (Van Wijnen *et al.*, 1999), de la composition spécifique de la végétation (Chapin, 1991; Olofsson *et al.*, 2001; Stark et Grellmann, 2002), et de la teneur en azote des tissus végétaux (Polley et Detling, 1989; Green et Detling, 2000; Epstein *et al.*, 2001; Baron *et al.*, 2002). Ces modifications de la végétation par les herbivores peuvent stimuler la minéralisation de l'azote en améliorant la qualité de la biomasse végétale (Bardgett *et al.*, 1998) et en modifiant l'immobilisation de l'azote minéral par les microorganismes du sol en altérant les flux de carbone d'origine végétale vers le sol (Tracy et Frank, 1998; Stark et Grellmann, 2002).

L'activité de consommation de la végétation par les herbivores n'est pas uniformément répartie au sein d'une prairie et contribue directement à l'hétérogénéité spatiale de la végétation (Hobbs *et al.*, 1991; Huntly, 1991; Adler *et al.*, 2001). Le piétinement des herbivores peut également générer une hétérogénéité spatiale de la végétation (Wallace, 1987), et le dépôt de fèces et d'urine peut créer des zones riches en azote (Jaramillo et Detling, 1992; Dai, 2000). En conséquence, l'influence des herbivores sur le cycle de l'azote est susceptible de varier fortement dans l'espace à l'échelle d'une prairie.

L'objectif de cette étude est de chercher si la création par le pâturage de patches de végétation de composition spécifique et de hauteur de végétation différentes permet d'observer au sein de la prairie une hétérogénéité spatiale à une échelle fine du processus de minéralisation nette de l'azote du sol et donc de la quantité d'azote disponible pour les plantes. L'hétérogénéité spatiale de la

végétation liée à l'hétérogénéité de l'intensité du pâturage par les grands herbivores a été montrée par Loucougaray *et al.* (2004) pour des prairie humides de la côte ouest atlantique française.

Dans cette étude, la minéralisation nette de l'azote du sol a été comparée entre des patches de végétation de composition spécifique et de hauteurs différentes qui ont été générés par le pâturage. Ces analyses ont été menées dans deux communautés végétales de compositions spécifiques distinctes et situées à deux niveaux topographiques différents au sein d'une prairie anciennement poldérisée (Amiaud *et al.*, 1998).

Notre objectif est de tester si la potentielle hétérogénéité spatiale est liée à des changements de végétation et à la pression de pâturage caractérisant chaque patch de végétation étudié. L'influence de la nature des herbivores et de la présence ou absence de fèces sur le taux de minéralisation nette sera considéré. La discussion considèrera si et comment des variations de structure des communautés végétales pourraient mener à des différences de processus du sol dans la prairie humide étudiée.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1 Site d'étude

Cette étude a été menée dans une prairie humide pâturée, le communal des Magnils-Reignier, située dans le Marais Poitevin sur la côte atlantique française (46° 28'N – 1° 13'W). Le climat est de type atlantique chaud, marqué par une quantité de précipitation plus importante que l'évapotranspiration en hiver opposée à un déficit de précipitation à peu près égal en été d'environ 300 à 350 mm (Amiaud *et al.*, 1998). Cette prairie humide a été poldérisée durant le Xe siècle et a été soumise depuis à un pâturage extensif plurispécifique par des bovins, des équins et des oies de avril à décembre chaque année environ.

Le sol de cette prairie qui s'est développé sur des alluvions d'origine marine et fluviale, est caractérisé par une texture très argileuse, un profil avec peu de différenciations et un caractère hydromorphe marqué (Amiaud *et al.*, 1998) Le profil du sol est constitué d'un horizon superficiel, formé principalement de matière organique, de 5 à 10 cm de profondeur ; d'un horizon A1g, gris sombre-brun allant de 10 à 30 cm de profondeur ; d'un horizon Cg, gris olive avec une structure prismatique qui s'atténue avec la profondeur.

2.2 Modèle biologique

Il existe dans cette prairie un gradient topographique constitué de dépressions, de replats supérieurs et de pentes intermédiaires d'un dénivelé maximum de 70 cm. On observe une communauté végétale particulière à chaque niveau topographique. Les replats supérieurs présentent une communauté végétale mésophile (M) caractérisée par des espèces comme *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Elymus repens* et *Carex divisa*. Les pentes intermédiaires présentent une communauté végétale méso-hygrophile (Mh) et sont caractérisées par une salinité résiduelle du sol (Amiaud *et al.*, 1998). Cette salinité du sol permet la présence d'espèces sub-halophiles telles que *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus* et *Parapholis strigosa* (Bouzillé et Tournade, 1994). Les dépressions, inondées durant l'hiver et le début du printemps, présentent une communauté végétale hygrophile avec des espèces tolérantes à l'inondation comme *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans*, *Eleocharis palustre* et *Oenanthe fistulosa*.

Cette étude a été menée en 2001 au sein d'un dispositif expérimental dans le communal des Magnils-Reignier. Ce dispositif a été installé en 1995 pour comparer la diversité et la structure de la végétation en fonction de différentes modalités de pâturage. L'ensemble du dispositif consiste en onze enclos, cinq enclos pâturés par des vaches, cinq enclos pâturés par des chevaux et un enclos non pâturé depuis 1995. Au sein de chaque enclos, la communauté végétale mésophile occupait environ 50% de la surface et la communauté méso-hygrophile environ 15%.

Loucougaray (2003) a montré qu'il existait une hétérogénéité spatiale de la végétation au sein des communautés végétales en situation pâturée. Chaque communauté végétale pâturée présente des types de patch de végétation qui diffèrent par leur composition spécifique et leur hauteur moyenne. Par contraste, on n'observe pas d'hétérogénéité de la végétation intra-communauté en l'absence de pâturage (Chapitre I). Dans cette étude, nous avons choisi de travailler sur différents patchs de végétation (Tab. 4.1). Nous avons retenu 4 types de patchs de la communauté mésophile : 2 types de patchs liés au pâturage par les bovins et 2 types de patchs liés au pâturage par les équins. Nous avons retenu 6 patchs de la communauté méso-hygrophile : 3 types de patchs liés au pâturage par les bovins et 3 types de patchs liés au pâturage par les équins. Nous avons inclus dans cette étude les zones de végétation mésophile et méso-hygrophile non pâturées depuis 1995. Ces différents types de patchs ont été classés selon un gradient d'intensité de pâturage (cf. Chapitre I)

Tableau 4.1.

Description de la hauteur de végétation, du cycle de vie dominant et du traitement de pâturage caractérisant les patches de végétation.

Caractérisant les patches de végétation.			
Hauteur de végétation	Cycle de vie dominant	Pâturage	Noms des patches
Communautés mésophiles			
Haut	Monocotylédones pérennes	Non pâturé	M0 (Mab)
	Monocotylédones pérennes	Equins	ME1 (Mcrot)
		Bovins	MB1 (Mhaut)
Bas	Monocotylédones pérennes	Equins	ME2 (Mbas eq)
		Bovins	MB2 (Mbas bo)
Communautés méso-hygrophiles			
Haut	Monocotylédones pérennes	Non pâturé	Mh0 (Mhab)
	Monocotylédones pérennes	Bovins	MhB1 (MhjEr)
Bas	Monocotylédones pérennes	Equins	MhE2 (Mhjeq)
		Bovins	MhB2 (Mhjbo)
	Monocotylédones annuelles	Equins	MhE3 (MhHm)
		Bovins	MhB3 (MhPcHm)
	Monocotylédones annuelles + dicotylédones	Equins	MhE4 (MhPc)

La hauteur de végétation a été mesurée en juillet 2000 (d'après Loucougaray 2003). Les patches ont été divisés en en patches hauts (hauteur > 30 cm) et bas (hauteur < 15 cm). Le nom des patches est formé par le nom de la communauté végétale (M ou Mh), du type d'herbivore (B pour bovins et E pour équins) et d'un nombre lié à la catégorie de pression de pâturage (0 pour non pâturé jusqu'à 4 pour un pâturage très intensif).

Tableau 4.2.

Valeurs de F de l'ANOVA testant les effets de la date (mars, avril, mai, juin, juillet), du type de communauté végétale (M, Mh) et du type d'herbivore (bovins ou équins ; pour les enclos pâturés) sur les taux mensuels de minéralisation nette de l'azote selon le pâturage.

	d. l.	F
Exclos non pâturé		
Date d'échantillonnage	4	2.45
Communauté végétale	1	0.05
Date x communauté	4	0.27
Enclos pâturés		
Date d'échantillonnage	4	16.46 ***
Communauté végétale	1	8.24 ***
Type d'herbivore	1	0.02
Herbivore x Communauté	1	0.00
Date x Communauté	4	3.55 **
Date x Herbivore	4	6.09 ***
Date x Herbivore x Communauté	4	2.58 *

Les degrés de liberté sont indiqués entre parenthèse. * : p<0.05, ** : p<0.01, *** : p<0.001.

2.3 Echantillonnage

Cette étude a été menée en 2001 dans deux enclos de 1 ha avec deux bovins chacun, deux enclos de deux ha avec deux équins chacun et un enclos non pâturé depuis 1995. En 2001, le bétail est rentré dans les enclos à la mi-mai. Les chargements moyens en bétail de 1995 à 1998 étaient de 852 kg LW/ha pour les enclos pâturés par des bovins et de 675 kg LW/ha pour les enclos pâturés par des équins. Les quantités de matière végétale consommées par le bétail étaient du même ordre de grandeur pour les deux types d'herbivores : 14,27 kg MS/ha/j pour les bovins et 16,46 kg MS/ha/j pour les équins (Ménard, 1999).

2.4 Mesure de l'azote minéral du sol

Nous avons procédé à cinq incubations *in situ* de sol successives de 4 semaines selon la technique dite des « buried bags » (Eno, 1960). Un échantillon de sol est prélevé dans l'horizon supérieur du sol (0-10cm) et homogénéisé. Cet horizon contient la majeure partie des racines des végétaux et est le lieu de l'essentiel de la nutrition en azote minéral des plantes. Une partie de l'échantillon est ré-enterré *in situ* dans un sac étanche pendant 4 semaines et l'autre partie est analysée aussitôt afin de déterminer le stock d'azote minéral initial. On a procédé à 5 dates de prélèvement pour les états initiaux (05/03, 10/04, 10/05, 06/06, 30/06) et 5 périodes d'incubation de 4 semaines. Pour chacun des 12 types de patch de végétation étudiés, 6 réplicats ont été choisis au sein du dispositif expérimental. Des échantillons de sol de ces 72 patchs ont été prélevés à chaque date pour le suivi des stocks d'azote minéral du sol et 72 incubations *in situ* ont été réalisées pour chacune des 5 périodes.

La minéralisation nette de l'azote est calculée comme la différence entre la somme de l'ammonium et des nitrates extraits à la fin et au début d'une période d'incubation. Le poids frais des échantillons est pesé puis le poids sec après séchage en étuve 48h à 105°C afin de déterminer la teneur en eau des sols. Chaque échantillon est mis à agiter 1h dans une solution de KCl (1M) pour en extraire l'azote minéral (50 mL de KCl pour 10g de sol frais) puis filtré. Les teneurs en ammonium sont dosées par spectrophotométrie à 625 nm en utilisant la méthode de Bertholot (Weatherburn, 1967). Les teneurs en nitrates sont dosées par spectrophotométrie à 543 nm après réduction sur colonne de cadmium grâce à une chaîne analytique (Jascow Instrument) selon la méthode de Griess-Illosvay (Keeney et Nelson, 1982).

Tableau 4.3.

Effets de la date d'échantillonnage (mars, avril, mai, juin, juillet) et du type de patch de végétation sur les taux mensuels de minéralisation nette de l'azote du sol (ANOVA factorielle).

sur les taux mensuels de minéralisation nette de l'azote du sol (ANCO-VIA factoring).

	Date d'échantillonnage		Patch de végétation		Date x Patch	
<i>Communauté mésophile</i>						
	d. l.	F	d. l.	F	d. l.	F
Pâturage équin	4	15,36 ***	1	0,06	4	0,65
Pâturage bovin	4	6,37 ***	1	0,57	4	1,14
<i>Communauté méso-hygrophile</i>						
	d. l.	F	d. l.	F	d. l.	F
Pâturage équin	4	2,64	1	0,85	4	2,58 *
Pâturage bovin	4	7,29 ***	1	12,45 ***	4	3,56 **

*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$.

Tableau 4.4.

Effets du traitement de pâturage (non pâturé, pâturé par des bovins ou pâturé par des équins) et du type de patch sur le taux de minéralisation nette total sur la saison au sein des communautés mésophiles et méso-hygrophiles (ANOVA hiérarchique avec le traitement de pâturage comme facteur de premier niveau).

	d. l.	F
Mésophile		
Pâturage	2	6.47 **
Type de patch	2	0.29
Méso-hygrophile		
Pâturage	2	15.69 ***
Type de patch	4	6.95 **

*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$.

2.5 Analyses des données

2.5.1. Taux mensuels de minéralisation nette

Les effets de la date et du type de communauté végétale sur les taux mensuels de minéralisation nette de l'azote ont été testés par une ANOVA en modèle linéaire généralisé séparément pour l'absence de pâturage, pour le pâturage par les bovins et le pâturage par des équins. Pour chaque communauté végétale, les effets de la date (mars, avril, mai, juin, juillet) et du type de patch de végétation sur les taux mensuels de minéralisation ont été testés par une ANOVA en modèle linéaire généralisé

2.5.2. Minéralisation nette totale de la saison

La minéralisation nette correspond à la production d'azote minéral disponible pour les plantes. Pour déterminer la quantité d'azote minéral disponible pour les plantes produite durant la saison de végétation étudiée, les taux mensuels de minéralisation nette ont été sommés de mars à juillet pour chaque patch étudié. Pour chaque communauté végétale les différences de minéralisation totale sur la saison ont été testées selon le type de patch avec une ANOVA à une voie avec les différents types de patch comme facteur fixe. L'effet de la présence de fèces sur la minéralisation nette a été testé avec une ANOVA en modèle linéaire généralisé entre les patchs non pâturés, les patchs pâturés sans fèces et les patchs pâturés avec des fèces pour les communautés mésophiles et méso-hygrophile séparément.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel MINITAB 13.31 (Anonymous, 1998). L'homogénéité des variances ainsi que la normalité des différents jeux de données ont été vérifiées préalablement à l'utilisation des tests paramétriques.

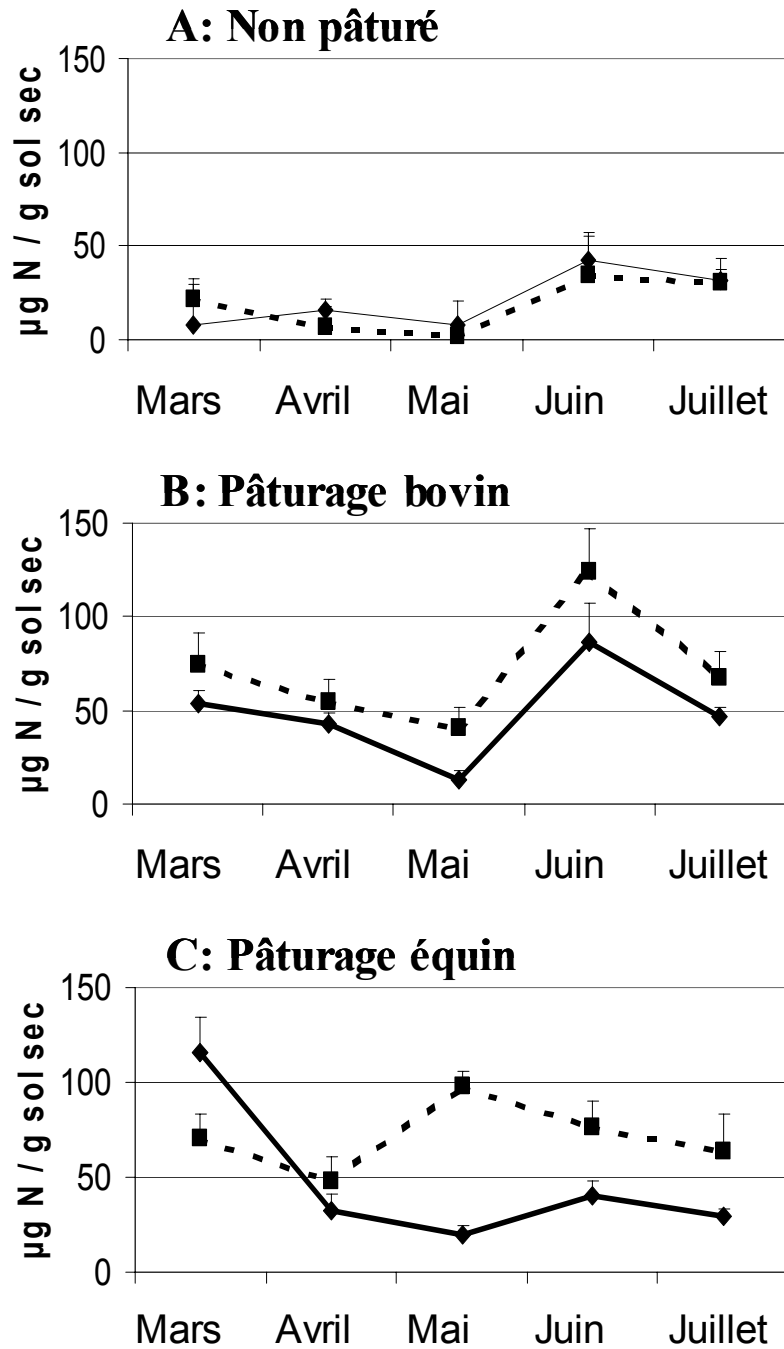


Figure 4.1. Taux de minéralisation moyens ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) au cours de la saison de végétation en l'absence de pâturage (A), dans les enclos pâturés par des bovins (B) et dans les enclos pâturés par des équins (C). Ligne continue (mésophile), ligne discontinue (méso-hygrophile).

3. RESULTATS

3.1. Variation du taux mensuel de minéralisation nette

3.1.1 Variation des taux de minéralisation entre les communautés mésophiles et méso-hygrophiles

En situation non pâturée les taux de minéralisation nette de l'azote ne diffèrent pas entre la communauté végétale mésophile et la communauté méso-hygrophile (Tab. 4.2). Les taux mensuels de minéralisation nette ne varient pas significativement de mars à juillet avec cependant une tendance à augmenter du mois de mars au mois de juin. En situation pâturée les taux de minéralisation nette de l'azote varient significativement de mars à juillet et diffèrent entre les communautés mésophiles et méso-hygrophiles (Tab. 4.2). La minéralisation nette est globalement plus importante dans les communautés méso-hygrophiles pâturées que dans les communautés mésophiles pâturées pour les deux types d'herbivores (Fig. 4.1). Dans les enclos pâturés par des bovins la minéralisation nette diminue de mars à mai puis augmente durant le mois de juin pour la communauté mésophile comme pour la communauté méso-hygrophile. Dans les enclos pâturés par des équins la minéralisation de l'azote est importante en mars et diminue au cours de la saison dans la communauté mésophile alors qu'elle augmente au cours de la saison dans la communauté méso-hygrophile avec un maximum en mai. Il faut noter que les taux de nitrification nette sont quasi-nuls en mars et avril (Fig. 4.2) et l'azote est donc alors exclusivement minéralisé sous forme d'ammonium. A ces dates, les dépressions sont encore inondées et de façon générales les sols sont saturés en eau (cf. chapitre I). Il est probable qu'à ces dates, il y ait trop peu d'oxygène disponible dans les sols pour les organismes nitrifiant aérobies.

3.1.2. Variations au sein de chaque communauté

Au sein des communautés méso-hygrophiles pâturées par des bovins ou des équins on observe que les taux de minéralisation varient significativement en fonction du type de patch de végétation et du temps (Tab. 4.3). On observe que dans les communautés méso-hygrophiles pâturées par des équins, la minéralisation est plus importante dans le patch peu pâturé Mh2 que dans les patchs plus fortement pâturés Mh3 et Mh4 en mars alors que cette tendance s'inverse en juin (Fig. 4.3). Dans la communauté méso-hygrophile pâturée par des bovins la minéralisation est relativement similaire

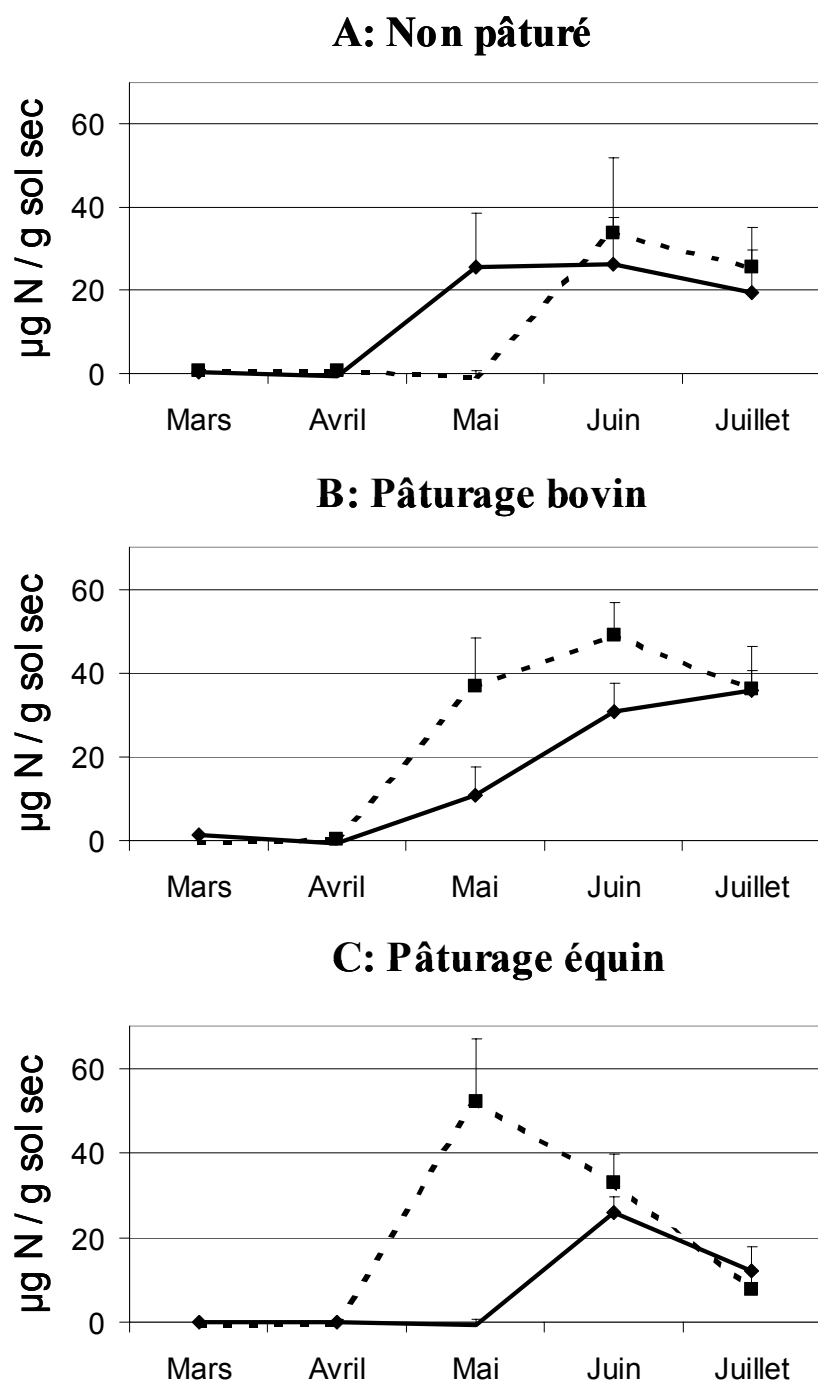


Figure 4.2. Taux de nitrification moyens ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) au cours de la saison de végétation en l'absence de pâturage (A), dans les enclos pâturés par des bovins (B) et dans les enclos pâturés par des équins (C). Ligne continue (mésophile), ligne discontinue (mésophylophile).

dans les trois patchs en début de saison alors que la minéralisation est beaucoup plus importante en juin dans le patch fortement pâturé Mh3 comparé au patch Mh1 (Fig. 4.3).

Au sein des communautés mésophiles pâturées les taux de minéralisation nette varient au cours du temps dans les patchs de végétation (Tab. 4.3). La minéralisation est importante en mars puis diminue au cours de la saison dans les patchs mésophiles pâturés par des équins tandis que la minéralisation diminue de mars à mai puis augmente fortement en juin dans les patchs mésophiles pâturés par des bovins (Fig. 4.3).

3.2 Minéralisation nette totale de la saison

3.2.1. Replats

Dans les communautés mésophiles le taux de minéralisation nette de chacun des patchs pâturés, à l'exception de M3, est significativement plus important que celui du patch non pâturé mais il n'y a pas de différence entre les patchs entre les patchs pâturés (Fig. 4.4, tab. 4.4).

3.2.2. Pentes

Dans les communautés méso-hygrophiles les taux de minéralisation nette sont également significativement plus importants dans les patchs pâturés que dans le patch non pâturé (Tab. 4.4). Le taux de minéralisation nette augmente avec l'intensité du pâturage pour atteindre un maximum dans le patch Mhbo 3. La minéralisation est significativement plus faible dans le patch le plus fortement pâturé Mh4 que dans le patch Mhbo3 (Fig. 4.4).

3.2.3. Influence des fèces

Pour chacune des deux communautés végétales le taux de minéralisation est significativement plus faible dans le patch non pâturé que dans les patchs pâturés mais le taux ne varie pas significativement entre les patchs pâturés avec retour de fèces et les patchs pâturés sans retour de fèces (Fig. 4.5). Ce résultat suggère que les paramètres de végétation pourrait avoir plus d'influence sur la minéralisation nette du sol que la présence ou non de fèces (Voir le chapitre III).

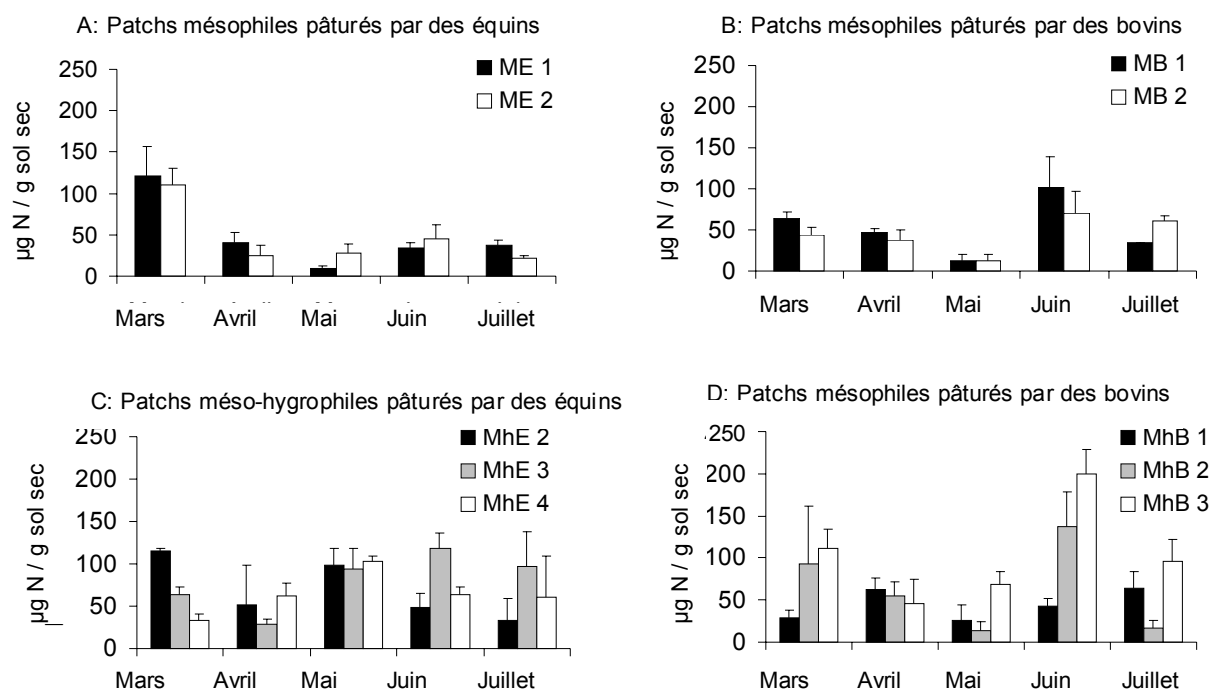


Figure 4.3. Taux de minéralisation nette mensuels ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) au cours de la saison de croissance entre les patchs de végétation des communautés mésophiles pâturées par des chevaux (A), pâturées par des bovins (B), des communautés méso-hygrophiles pâturées par des chevaux (C) et par des bovins (D).

4. DISCUSSION

En situation non pâturée, le taux de minéralisation nette de l'azote du sol ne varie pas significativement entre les deux communautés végétales de composition spécifique différente. Le pâturage par des bovins ou des équins présente deux conséquences sur le processus de minéralisation nette de l'azote du sol. Il stimule significativement la minéralisation nette de l'azote comparativement à la situation non pâturée et il entraîne une hétérogénéité spatiale des taux de minéralisation dans les enclos pâturés. Cette hétérogénéité spatiale apparaît à deux échelles, entre les communautés végétales mésophiles et méso-hygrophiles et au sein de la communauté méso-hygrophile entre les différents patches de végétation.

Nous avons observé que la minéralisation nette de l'azote était plus importante dans les communautés végétales méso-hygrophiles que dans les communautés mésophiles et que la hauteur moyenne de la végétation pâturée apparaissait plus importante dans les communautés mésophiles que méso-hygrophiles. A une échelle plus fine, au sein des communautés méso-hygrophiles, la stimulation de la minéralisation nette est d'autant plus importante que la hauteur moyenne de végétation est faible (à l'exception du patch de végétation le plus bas) ce qui suggère que la stimulation de la minéralisation de l'azote augmente avec l'intensité de la défoliation.

De nombreuses études de terrain ont montré que le pâturage pouvait stimuler la minéralisation nette de l'azote en prairie tempérée en diminuant les apports de carbone d'origine végétale qui régulent la croissance des microorganismes hétérotrophes du sol (Holland et Detling, 1990; Tracy et Frank, 1998; Stark et Grellmann, 2002). En effet, les effets d'un changement de la croissance des microorganismes du sol sur la dynamique des nutriments en prairies pâturées sont assez bien connus (Ruess et McNaughton, 1987; Seagle *et al.*, 1992; Frank et Evans, 1997; Bardgett *et al.*, 1998; Tracy et Frank, 1998) et il est communément admis que la diminution de la disponibilité du carbone entraîne une diminution de la biomasse des microorganismes du sol qui peut mener à une diminution de l'immobilisation des nutriments par les microorganismes et donc à une augmentation de la disponibilité de ces nutriments pour les plantes.

Nous montrons dans cette étude que quand l'intensité de la défoliation est spatialement hétérogène, elle peut entraîner une hétérogénéité de la disponibilité de la ressource en azote minéral proportionnelle à l'intensité du pâturage à une échelle fine au sein de la prairie comme l'ont suggéré Seagle *et al.* (1992). Néanmoins, dans le patch de végétation méso-hygrophile le plus bas, nous avons mesuré un taux de minéralisation plus faible que dans les autres patches méso-hygrophiles de végétation basse ce qui suggère l'existence d'un seuil au dessous duquel la réduction de la biomasse

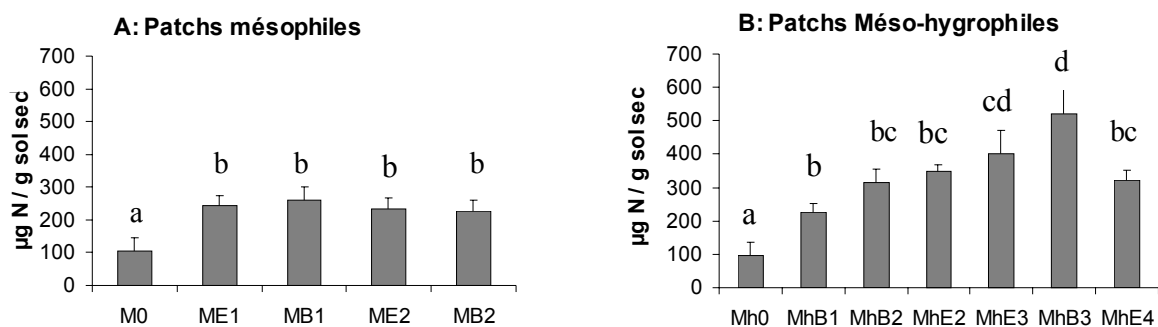


Figure 4.4. Taux de minéralisation nette totaux ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) de mars à juillet au sein des différents patchs pâturés et non pâturés des communautés mésophiles (A) et méso-hygrophiles (B). Les lettres identiques indiquent l'absence de différences significatives (Test de Fisher).

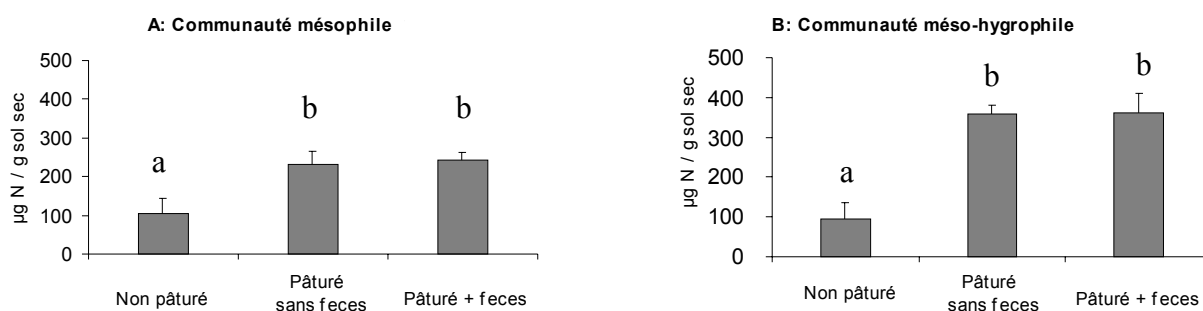


Figure 4.5. Taux de minéralisation nette totaux ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) de mars à juillet en absence de pâturage, dans les zones pâturées sans fèces et dans les zones pâturées avec des fèces au sein des communautés mésophiles (A) et méso-hygrophiles (B). Les lettres identiques indiquent l'absence de différences significatives (Test de Fisher).

végétale pourrait avoir un effet négatif sur le processus de minéralisation de l'azote par les microorganismes du sol.

Les taux de minéralisation nette de l'azote du sol varient significativement au cours de la saison de végétation dans les enclos pâturés alors qu'ils restent relativement constants au cours du temps en situation non pâturée. Nous suggérons que ces résultats peuvent s'expliquer en partie par les variations temporelles de la biomasse végétale (Bardgett et Shine, 1999). En effet, les zones non pâturées présentent une végétation peu diversifiée, une biomasse végétale aérienne importante au cours de la saison et une quantité de litière et de matière végétale morte sur pied importante d'une année sur l'autre. Comparativement à cette situation relativement homogène, la biomasse végétale des zones pâturées, et donc la ressource en carbone pour les microorganismes hétérotrophes du sol, peut varier fortement au cours de la saison à l'échelle du patch de végétation selon le comportement des herbivores et selon la phénologie des espèces végétales présentes dans chaque patch.

Contrairement à ce que l'on observe dans les communautés végétales méso-hygrophiles pâturées, le taux de minéralisation ne varie pas significativement entre les patches de végétation des communautés mésophiles pâturées bien que l'on observe des variations de biomasse végétale aérienne liées aux variations d'intensité de pâturage. Ces différences des effets de l'intensité du pâturage sur la minéralisation nette de l'azote entre les deux communautés végétales de compositions spécifiques distinctes peuvent probablement s'expliquer par des différences de caractéristiques fonctionnelles des plantes dominantes entre les deux communautés (Bardgett *et al.*, 1998; Knops *et al.*, 2002). En effet, des espèces végétales différentes peuvent entraîner des effets différents sur les propriétés biologiques du sol (Bardgett et Shine, 1999).

Les espèces végétales pérennes rhizomateuses *Juncus gerardi* et *Elymus repens* dominantes des patches de végétation méso-hygrophiles peu pâturés sont remplacées par des espèces végétales annuelles comme *Hordeum marinum* et *Parapholis strigosa* dans les patches de végétation fortement pâturés. Au sein de la communauté mésophile pâturée, l'espèce végétale pérenne rhizomateuse *Elymus repens* dominante des patches de végétation peu pâturés est remplacée par une plante aux caractéristiques fonctionnelles plus proche, *Lolium perenne*, une espèce végétale pérenne cespiteuse.

Or plus le rapport C/N des tissus d'une espèce végétale est faible, plus la vitesse de décomposition de la litière est rapide et plus le taux de minéralisation de l'azote est important (Wedin, 1995). Nous suggérons que dans les communautés méso-hygrophiles, la dominance de plantes annuelles dans les zones fortement pâturées entraîne une amélioration de la teneur en azote de la litière et une accélération de la vitesse de décomposition de la litière (Oksanen, 1990; Chapin,

1991) ce qui contribue à stimuler le taux de minéralisation de l'azote des sols par rapport aux zones non pâturées. Dans les communautés mésophiles, le remplacement d'*Elymus repens* par *Lolium perenne* n'aurait pas de conséquence sensible sur la vitesse de décomposition de la litière et sur les taux de minéralisation nette des sols.

Ces résultats soulignent que les caractéristiques fonctionnelles des plantes dominantes semblent être des déterminants importants du fonctionnement des écosystèmes (Hooper et Vitousek, 1997; Grime, 1998) et qu'une partie de l'influence du pâturage sur la minéralisation de l'azote est probablement liée aux modifications de composition spécifique de la végétation.

On observe une hétérogénéité spatiale de la distribution des fèces dans la prairie, certains types de patchs pâturés sont toujours exempts de fèces, et le taux moyen de minéralisation nette de l'azote ne varie pas significativement entre les patchs pâturés avec des fèces et les patchs pâturés sans fèces (Voir également Chapitre III).

Cet absence d'effet significatif des fèces sur la minéralisation peut sembler étonnant car de nombreux auteurs expliquent la stimulation de la minéralisation nette de l'azote dans les prairies pâturées par la présence de fèces qui représentent une source de matière organique et notamment d'azote plus disponible pour les microorganismes du sol que dans la litière végétale (Tracy et Frank, 1998; Hatch *et al.*, 2000; Semmartin et Oesterheld, 2001). Frank *et al.* (2000) ont montré néanmoins que la présence de fèces stimulait l'activité bactérienne et la minéralisation de l'azote mais que simultanément l'apport de carbone labile par les fèces stimulait la croissance microbienne et l'immobilisation de l'azote par les bactéries. On peut donc supposer que dans notre étude la stimulation et l'inhibition de la minéralisation nette liées aux fèces se compensent en partie.

En outre, l'échantillonnage du sol à l'échelle du patch de végétation et non à proximité immédiate de fèces peut ne pas avoir permis de mesurer un effet plus local des fèces sur le taux de minéralisation de l'azote. En effet, la stratégie d'échantillonnage était liée à l'objectif principal de cette étude qui était de déterminer l'influence de la défoliation des plantes par les herbivores, un phénomène diffus à l'échelle du patch contrairement au dépôt de fèces.

5. CONCLUSION

En prairie humide semi-naturelle, le pâturage extensif par des bovins ou des équins entraîne la création d'un patron spatial de la végétation (Loucougaray *et al.*, 2004) auquel se superpose en partie des variations spatiales de la minéralisation nette de l'azote du sol.

Cette hétérogénéité spatiale du cycle de l'azote se répète à deux échelles, au niveau de la toposéquence entre les communautés végétales et à une échelle plus fine au sein des patchs de végétation de la communauté méso-hygrophile pâturée. En effet, la minéralisation nette de l'azote augmente avec l'intensité du pâturage dans la communauté méso-hygrophile tandis qu'elle ne varie pas dans la communauté mésophile pâturée.

L'existence de cette variation du processus de minéralisation nette de l'azote à l'échelle du patch de végétation entraîne une hétérogénéité de la ressource en azote minéral disponible pour les plantes qui joue probablement un rôle en retour sur la stabilité de ces patchs de végétation (Shiyomi *et al.*, 1998; 2000). La stimulation de la minéralisation de l'azote en fonction de l'intensité du pâturage pourrait notamment favoriser une croissance compensatoire des patchs les plus sévèrement défoliés (Bardgett *et al.*, 1998; Hamilton et Frank, 2001; Semmartin et Oosterheld, 2001).

Nous suggérons qu'à l'échelle du patch de végétation, la diminution de biomasse végétale proportionnelle à l'intensité du pâturage peut réguler l'activité des microorganismes du sol comme cela a été reporté à une plus grande échelle (Seagle *et al.*, 1992; Zak *et al.*, 1994) si elle est accompagnée de modifications de caractéristiques fonctionnelles des plantes entraînant une décomposition plus rapide de la litière végétale. La vérification de cette hypothèse nécessiterait de tester en conditions contrôlées si les variations de la minéralisation nette de l'azote du sol résultent essentiellement de variations de la quantité de carbone végétal incorporé au sol ou de variations de la qualité de la litière végétale.

CHAPITRE III :

RELATIONS ENTRE L'INTENSITE DE PATURAGE, LA PRODUCTION PRIMAIRE ET LES PROCESSUS DU SOL

CHAPITRE III :

RELATIONS ENTRE L'INTENSITE DE PATURAGE, LA PRODUCTION PRIMAIRE ET LES PROCESSUS DU SOL

RESUME

L'objectif de cette étude est de tester si des variations d'intensité de pâturage et de structures de végétations peuvent conduire à des variations des flux de carbone et d'azote vers le sol et influencer le cycle de l'azote. Les trois communautés végétales composant cette prairie présentent en situation pâturée une structure en mosaïque de patch de végétation.

Le taux de minéralisation nette de l'azote du sol a été comparé entre différents types de patchs de végétation ainsi que la production primaire aérienne nette (PPNA), le ratio C/N de la biomasse végétale aérienne et la composition floristique des patchs. La PPNA, le ratio C/N de la biomasse végétale et le taux de minéralisation nette de l'azote du sol sont influencés par le niveau d'intensité de pâturage et ce de façon similaire au sein de chacune des trois communautés végétales. L'augmentation de l'intensité de pâturage conduit à une diminution de la PPNA, une augmentation de la qualité chimique de la biomasse végétale aérienne et à une stimulation du taux de minéralisation nette de l'azote. Ces résultats montrent que le pâturage influence simultanément la qualité et la quantité de la production végétale. Ils suggèrent que le pâturage peut affecter le processus de minéralisation de l'azote à travers son impact sur la végétation.

L'intensité de pâturage apparaît par conséquent capable de contrôler la qualité et la quantité de la biomasse végétale et influencer ainsi le fonctionnement de l'écosystème. Les zones faiblement pâturées avec un cycle de l'azote lent coexistent au sein de la prairie avec des zones plus intensément pâturées avec un cycle de l'azote plus rapide. L'influence du pâturage sur les propriétés de la végétation est lié à des effets à court terme du prélèvements de biomasse et à des effets à long terme à travers les variations de composition spécifique entre patchs. En conséquence, les variations spatiales de l'intensité du pâturage génèrent au sein de la prairie des patchs de végétation de fonctionnement différent aussi bien en terme de propriétés de végétation que de processus du sol.

1. INTRODUCTION

Les herbivores jouent un rôle fondamental dans la structure des communautés végétales. Le pâturage influence la dynamique des communautés végétales ainsi que la composition et la diversité spécifiques de ces communautés (Huntly, 1991).

L'hétérogénéité spatiale du pâturage constitue un facteur important de l'impact du pâturage sur la dynamique de la végétation. Dans les prairies pâturées de façon extensive, lorsque les ressources végétales sont plus importantes que les besoins des animaux, le pâturage est souvent exercé de façon sélective par les herbivores. Cela entraîne une distribution inégale de la pression de pâturage, au sein des communautés végétales, et entre les communautés végétales ainsi qu'une variabilité de la hauteur de la végétation au sein de la prairie (Gibb et Ridout, 1986, 1988; Garcia *et al.*, 2003; Rook *et al.*, 2004; Pavlù *et al.*, 2006). Cette variation spatiale de l'intensité du pâturage peut augmenter l'hétérogénéité spatiale de la végétation de la prairie lorsqu'elle conduit à la création d'une structure de végétation en mosaïque végétale constituée de patchs soumis à différentes intensités de pâturage et différant par leur composition spécifique (Bakker, 1998; Adler *et al.*, 2001; Loucougaray, 2003; Loucougaray *et al.*, 2004; Marriot *et al.*, 2005).

Un tel patron hétérogène de pâturage soulève de nombreuses questions concernant les relations entre les structures et les fonctions de l'écosystème. En effet, des contrastes de compositions spécifiques des communautés végétales ainsi que d'intensité de pâturage sont susceptibles d'avoir un impact sur les cycles des nutriments. Le fonctionnement des prairies tempérées étant caractérisé par une forte interaction entre la végétation et le sol, toute modification de la végétation est susceptible de conduire à une modification des cycles des nutriments, en particulier le cycle de l'azote (Burke *et al.*, 1998; Semmartin *et al.*, 2004). Il peut de ce fait être envisagé que des modifications de la biodiversité végétale et la diversité fonctionnelle de la végétation entraînent des variations des fonctions de la végétation *avec une répercussion sur les cycles biogéochimiques* (Hooper et Vitousek, 1997; Tilman, 1999; Hooper et Dukes, 2004; Hooper *et al.*, 2005).

Cependant, Il n'existe pas de consensus d'après les résultats actuels quant à l'impact du pâturage sur les fonctions de l'écosystème: la production primaire apparaît pouvoir être stimulée par le pâturage (McNaughton, 1985; Milchunas et Lauenroth, 1993; Singer et Schoenecker, 2003) tandis que Rusch & Oosterheld (1997), Pucheta et al (1998) et Fahnestock & Detling (2002) ont

rapporté une diminution de la production primaire avec le pâturage. De la même façon, la qualité de la végétation peut être augmentée par le pâturage (Olofsson et Oksanen, 2002) ou bien au contraire diminuée (Pastor *et al.*, 1993).

Le pâturage peut avoir un impact sur les fonctions de la prairie via deux effets principaux. Tout d'abord à travers l'effet direct à court terme de la défoliation sur les plantes. La production primaire apparaît généralement diminuer en fonction de l'augmentation de l'intensité de pâturage (Semmartin et Oesterheld, 2001; Baron *et al.*, 2002) mais Dyer *et al.* (1993) ont proposé que la production primaire était stimulée pour des niveaux intermédiaires d'intensité de pâturage. Deuxièmement, le pâturage peut agir par un effet sur la composition spécifique de la végétation. La composition spécifique des communautés végétales peut en effet varier en fonction de l'intensité du pâturage (Olff et Ritchie, 1998). Comme les plantes peuvent présenter des réponses au pâturage spécifiques en terme de production primaire et de qualité de végétation, on peut s'attendre à ce que la structure des communautés végétales ait certaines conséquences sur les paramètres fonctionnels de l'écosystème.

De nombreuses études ont rapporté un effet significatif du pâturage sur le cycle des nutriments mais, de nouveau, différentes tendances opposées apparaissent selon les études. Frank & Evans (1997), McNaughton *et al.* (1997); Frank & Groffman (1998) ont pu montrer que le pâturage stimulait le taux de minéralisation nette de l'azote du sol tandis qu'à l'inverse, Ritchie *et al.* (1998); Moretto *et al.* (2001) ont montré que le pâturage conduisait à une décélération du cycle de l'azote.

La qualité et la quantité de la litière végétale influence le taux de décomposition de la matière organique végétale (Wedin, 1995; Pastor et Cohen, 1997), et a un impact sur la croissance et l'activité des microorganismes du sol en contrôlant les flux de carbone vers le sol (Holland et Detling, 1990; Zak *et al.*, 1994). Sachant ceci, il peut être supposé que le taux de minéralisation nette de l'azote du sol est relié à la qualité et la quantité de la production de biomasse végétale des communautés (van der Krift et Berendse, 2001; Knops *et al.*, 2002).

L'effet de variations spatiales de l'intensité du pâturage sur les fonctions de l'écosystème à travers un impact sur les caractéristiques fonctionnelles des communautés végétales restent à ce jour peu documenté (Seagle *et al.*, 1992). En effet, la plupart des études s'intéressant à l'impact du pâturage sur le fonctionnement des écosystèmes n'ont pris en compte qu'un seul niveau d'intensité de pâturage (i.e. pâturé ou non) et peu d'études ont rapporté les effets de multiples niveaux d'intensité de pâturage par des herbivores naturels sur ce sujet (mais voir Baron *et al.*, 2002; McIntire et Hik., 2005). Les prairies naturelles pâturées de façon extensive constituent un modèle

biologique parfaitement adapté pour étudier les effets de multiples niveaux d'intensité de pâturage sur le fonctionnement de l'écosystème et pour comparer cet impact entre différentes communautés végétales car l'hétérogénéité spatiale de la végétation est liée à un gradient naturel d'intensité de pâturage.

Nous avons mené une telle étude au sein d'une prairie humide pâturée extensivement située sur la côte atlantique française. Ce type de prairie anciennement poldérisée est constitué de trois communautés végétales (mésophile, méso-hygrophile et hygrophile), déterminées par de légères variations topographiques et le patron d'inondation. Il a été montré que ce patron de végétation était pâturé de façon sélective aussi bien entre les communautés que au sein des communautés végétales (Loucougaray *et al.*, 2004). La mosaïque végétale qui en résulte est composée de patches de végétation présentant d'importants contrastes de composition spécifiques et qui peuvent être classés en fonction d'un gradient d'intensité de pâturage.

Dans ce chapitre, nous avons utilisé cette mosaïque de végétation pour déterminer 1/ si les variations d'intensité de pâturage et de structure des communautés végétales (i.e. composition spécifique et patron de dominance) pouvaient conduire à des variations de la qualité de la végétation et de la production primaire; 2/ et dans quelle mesure ces caractéristiques fonctionnelles de la végétation (PPNA, C/N) pouvaient être reliées aux taux de minéralisation nette de l'azote du sol. Les mécanismes potentiellement impliqués dans ces patrons seront discutés.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Site d'étude

Cette étude a été menée dans une prairie humide permanente, au sein du Marais poitevin, sur la côte atlantique française (46° 28'N; 1° 13'W). Le climat est de type atlantique tempéré. Les prairies du Marais Poitevin ont été créées à la suite de processus de poldérisation vers le 10^e siècle. Cette prairie humide a été depuis cette époque pâturée par des troupeaux de bovins et d'équins chaque année sur une période allant de avril à décembre. Le sol de cette prairie présente une texture argileuse et un caractère hydromorphique marqué (Amiaud *et al.*, 1998). On observe une topographie constituée de dépressions, de replats plus élevés et de pentes douces intermédiaires, avec un dénivelé ne dépassant pas 70 cm. Les replats présentent une communauté végétale mésophile (M), caractérisée par des espèces graminées et graminoides telles que *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Elymus repens* et *Carex divisa*. Les pentes présentent une communauté végétale méso-hygrophile (Mh) et sont caractérisées par une salinité résiduelle du sol (Amiaud *et*

al., 1998) ainsi que par la présence d'espèces végétales sub-halophiles telles que *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus* et *Parapholis strigosa* (Bouzillé et Tournade, 1994; Bonis *et al.*, 2005). Les dépressions, inondées en hiver et au début du printemps, présentent une communauté végétale hygrophile (H) avec des espèces végétales tolérantes à la submersion telles que *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans*, et *Eleocharis palustre*.

2.2. Echantillonnage

Cette étude a été menée en 2002 dans la prairie communale des Magnils-Reigniers. Cette prairie est traditionnellement pâturée par des bovins et des équins du mois d'avril au mois de décembre. Les points d'échantillonnage de la végétation et du sol sont tous situés au sein d'un dispositif expérimental, mis en place en 1995 pour étudier les conséquences de divers régimes de pâturage sur la végétation (cf. Dispositif expérimental) Dans le cadre de cette étude, l'échantillonnage a été réalisé dans trois types de situations : dans un enclos pâturé par des bovins (2ha, 2 bovins/ha), dans un enclos pâturé par des équins (4ha, 1 équien/ha) et dans un exclos de longue durée, non pâturé depuis 1995 (4 ha).

Les communautés végétales mésophiles, méso-hygrophiles et hygrophiles recouvrent respectivement environ 50%, 15% et 35% de la surface des enclos et apparaissent de façon répétitive 2 à 3 fois par enclos (Amiaud, 1998). Lorsqu'elles sont pâturées, chaque communauté végétale présente une structure de végétation en mosaïque de patchs alors que leur végétation est relativement homogène en situation non pâturée (Loucougaray, 2003; Loucougaray *et al.*, 2004).

Dans les deux situations pâturées, 13 types de patch de végétation peuvent être notés en fonction de la communauté végétale (M, Mh or H) et de la nature des herbivores (bovins ou équins) (Loucougaray *et al.* 2004; Loucougaray 2003). Ces patchs sont distingués sur la base de la hauteur moyenne de végétation et de leur composition floristique et sont de plus soumis à des intensités de pâturage différentes (Tab. 5.1, fig. 5.1).

2.3. Mesures de végétation et du sol

La Production Primaire Nette Aérienne (PPNA), le ratio C/N de la biomasse végétale aérienne et le taux de minéralisation nette de l'azote du sol ont été mesurés dans l'ensemble des 13 types de patchs de végétation des différentes communautés végétales ainsi que dans chacune des trois communautés végétales non pâturées dans l'exclos de longue durée.

Tableau 5.1.
Principales caractéristiques des patchs étudiés

	Nom	Pâturage	Hauteur canopée (cm)	Intensité de pâturage
Mésophile	M0 (Mab)	Aucun	> 30	0
	M1 (Mcrot)	Equins	> 30	64.9±4.9a
	M2 (Mhaut)	Bovins	> 30	68.9±12.7ab
	M3 (Mbasbo)	Bovins	< 15	86.8±8.7b
	M4 (Mbaseq)	Equins	< 15	88.2±0.5b
Mésophylo- Hygrophile	Mh0 (Mhab)	Aucun	> 30	0
	Mh1 (Mhjbo)	Bovins	< 15	63.4±2.8a
	Mh2 (Mhjeq)	Equins	< 15	66.5±3.0a
	Mh3 (MhHm)	Equins	< 15	79.1±6.0b
	Mh4 (MhPcHm)	Bovins	< 15	80.3±4.9b
	Mh5 (MhPc)	Equins	< 15	84.7±4.6b
Hygrophile	H0 (Hab)	Aucun	> 30	0
	H1 (Hcrot)	Equins	> 30	55.1±4.2a
	H2 (Hmoyeq)	Equins	< 15	63.6±5.4ab
	H3 (Hmoybo)	Bovins	< 15	72.9±1.6b
	H4 (Hras)	Equins	< 15	73.8±7.4b

Les patchs sont classés et nommés en fonction de l'intensité croissante de pâturage à laquelle ils sont soumis (l'absence de pâturage est indiquée par un 0). Des lettres identiques indiquent l'absence de différence significative au sein des colonnes (ANOVA et test de Fisher pour chaque communauté végétale). Les patchs de végétation ont été séparés en patchs hauts (hauteur moyenne de la canopée > 30 cm) et patchs bas (hauteur moyenne de la canopée < 15 cm).

Dans le but d'estimer l'effet de la défoliation (herbivorie immédiate) par rapport à l'effet des contrastes de composition floristiques, des exclos de courte durée ont également été mis en place pour chacun des 13 patchs de végétation avant le début de la saison de pâturage et pour la durée de cette étude (de mars à juillet). La PPNA et le ratio C/N de la végétation ont alors été mesurés pour chacun des 13 types de patchs à la fois en situations pâturées et non pâturées.

2.3.1 Production Primaire Nette Aérienne

La Production Primaire Nette Aérienne (PPNA) a été mesurée sur une période de dix semaines (de la mi avril à la fin juin) pour chacun des patchs de végétation (1) en situation pâturée, (2) dans les exclos de courte durée, afin d'estimer l'impact de la suppression du pâturage et (3) dans les trois communautés végétales non pâturées de l'exclos de longue durée.

La méthode des exclos mobiles (McNaughton *et al.* 1996) a été utilisée pour mesurer la production primaire de la végétation en conditions pâturées. Cette méthode permet de prendre en compte à la fois de la quantité de biomasse végétale consommée par les herbivores et de celle qui repousse entre deux passages de l'herbivore dans le calcul de la PPNA pour chaque période de temps. Chaque exclos mobile (10 m²) a été mis en place dans un patch de végétation effectivement / précédemment pâturé afin d'empêcher le pâturage pour une durée de 15 jours. Au début de cette période, la quantité de biomasse végétale aérienne est récoltée sur une surface de 625 cm² (n=4) dans l'exclos. Après 15 jours de suppression du pâturage, 4 échantillons de biomasse sont de nouveau récoltés à des endroits non précédemment échantillonnés. L'exclos mobile est alors déplacé vers un autre patch de végétation pâturée. La PPNA est alors calculée comme la somme des incréments positifs de biomasse végétale (morte et vivante) au cours de cinq successives périodes de 15 jours.

Dans les exclos de courte durée et de longue durée, la biomasse végétale est prélevée suivant la même fréquence, tous les 15 jours et la PPNA est calculée selon la même formule.

Dans tous les cas, la biomasse végétale est récoltée en coupant la végétation au ras du sol dans des quadrats de 25 cm x 25 cm avec 4 répliqués pour chaque patch et à chaque date de prélèvement. La biomasse végétale est séparée en biomasses morte et vivante, puis séchées 48h à 65°C avant d'être pesée. La production primaire est exprimée en g Matière Sèche.m⁻².j⁻¹.

2.3.2. Composition spécifique

La composition spécifique a été relevée en juillet 2002 dans 15 quadrats de 25 cm x 25 cm pour

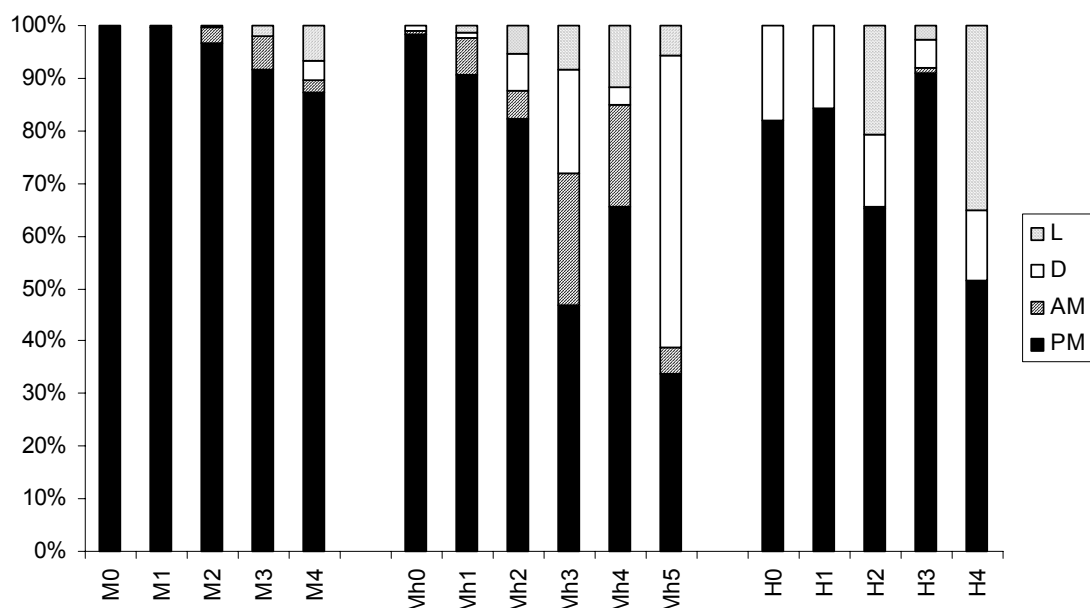


Figure 5.1. Fréquence de différents types biologiques au sein des patches de végétation mésophiles (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophiles (H). Monocotylédones pérennes (noir) Monocotylédones annuelles (blanc hachuré) Dicotylédones (blanc) et légumineuses (ponctué)

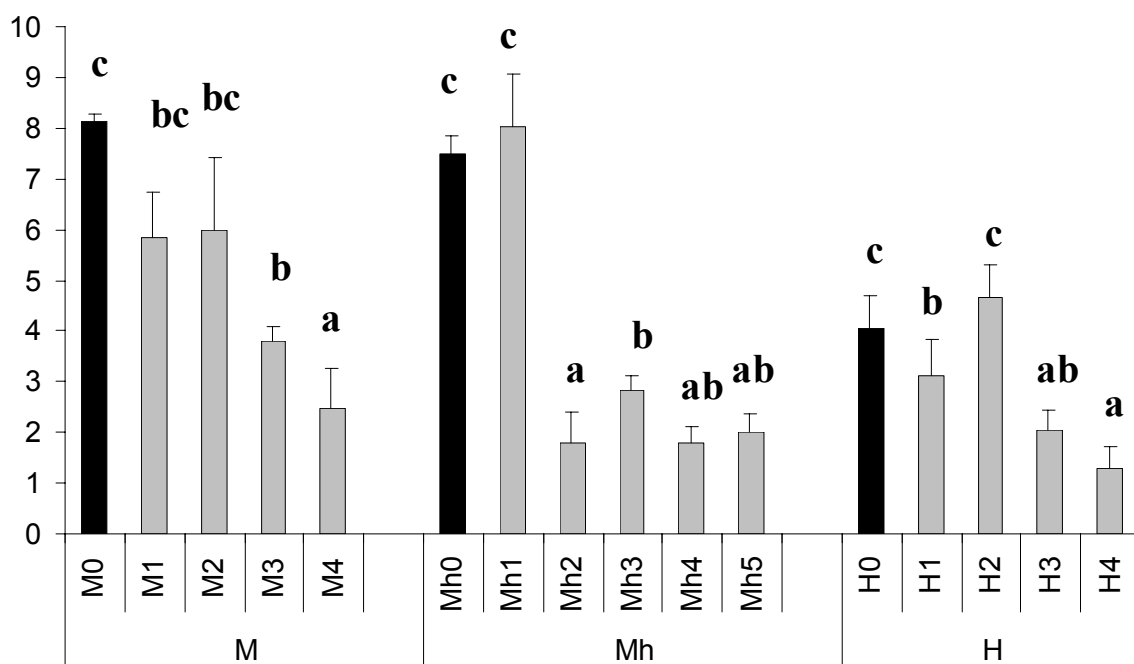


Figure 5.2A. Production primaire aérienne nette ($\text{g MS m}^{-2} \text{j}^{-1} \pm \text{ES}$) des différents patches de végétation des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H). Pour chaque communauté les patches sont classés dans le sens de l'intensité croissante de pâturage. Les lettres identiques indiquent l'absence de différences significatives (test de Fisher)

chaque patch de végétation. Les espèces ont été classés selon quatre catégories de types biologiques : monocotylédones pérennes, monocotylédones annuelles, dicotylédones (hors légumineuses) et légumineuses. La similarité de la végétation entre les patches pâturés et les communautés non pâturées (exclos de longue durée) a été estimée à l'aide de l'indice de similarité de Sørensen.

2.3.3. *Ratio C/N*

Les teneurs en carbone et azote de la biomasse végétale aérienne, phytomasse et litière, ont été mesurées à l'aide d'un autoanalyseur CHN (Perkin-Elmer) avec trois réplicats pour chaque patch de végétation. Les échantillons de végétation ont été récoltés le 15 juin 2002 (Pic de biomasse) dans des quadrats de 25 cm x 25cm. La phytomasse et la litière végétale sont ensuite séparées, séchées 48h à 65°C puis broyées à l'aide d'un broyeur à bille avant analyse.

2.3.4. *Taux de minéralisation nette de l'azote du sol*

Les taux de minéralisation nette de l'azote du sol ont été mesurés en procédant à six incubations successives *in situ* de sol, durant chacune 4 semaines, depuis avril jusqu'à septembre 2002. Les teneurs initiales en azote du sol sont déterminées avant chaque incubation. Les échantillons de sol sont collectés dans l'horizon superficiel du sol (0-10 cm) et homogénéisés. Une fraction de l'échantillon est alors ré-enterrée *in situ* dans un sac étanche pour une durée de 4 semaines et l'autre fraction est analysée pour déterminer le stock initial en azote minéral du sol. Six réplicats sont réalisés pour chaque patch de végétation et à chaque date d'échantillonnage. Le taux de minéralisation nette de l'azote est calculé comme la différence entre l'azote minéral extrait à la fin et au début de chaque incubation et exprimé en $\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$. Chaque échantillon de sol est mis à agité 1 heure dans une solution de KCl (1M) afin d'extraire l'azote inorganique (50 mL de KCl pour 10g de sol frais) puis filtré. Les teneurs en ammonium sont obtenues par spectrophotométrie à 625 nm. Les teneurs en nitrates sont obtenues par spectrophotométrie à 543 nm après réduction sur une colonne de cadmium. A l'aide d'une chaîne analytique (Jascow Instrument).

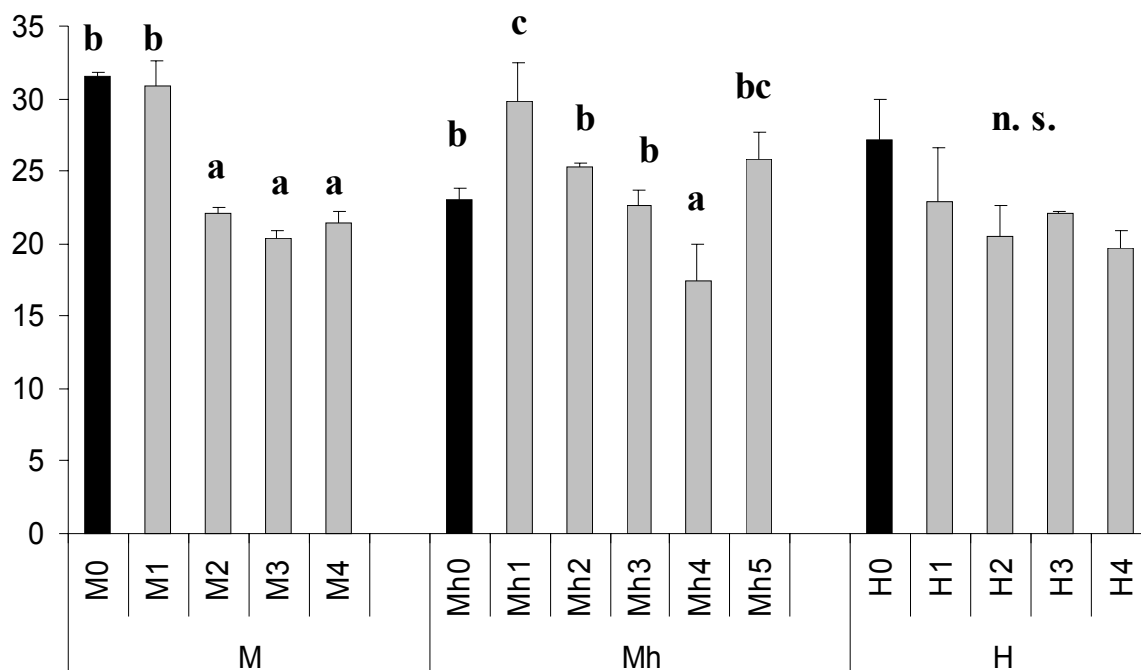


Figure 5.2B. Ratio C/N (\pm ES) de la biomasse végétale aérienne des différents patches de végétation des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H). Pour chaque communauté les patches sont classés dans le sens de l'intensité croissante de pâturage. Les lettres identiques indiquent l'absence de différences significatives (test de Fisher).

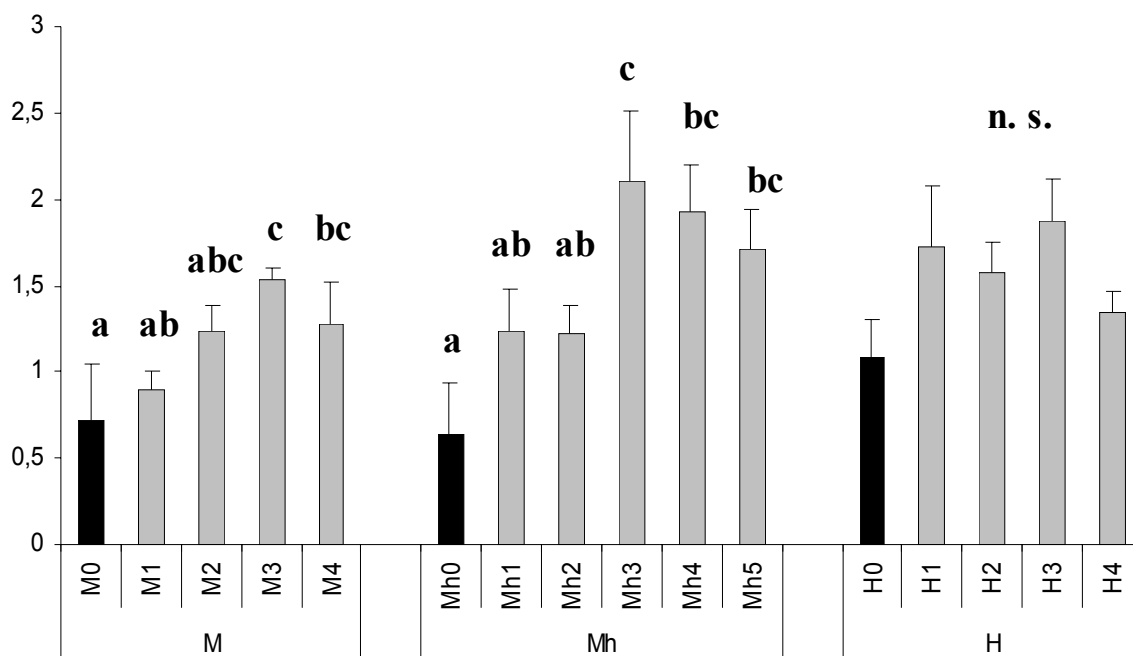


Figure 5.2C. Taux de minéralisation nette de l'azote du sol ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec jour}^{-1} \pm \text{ES}$) des différents patches de végétation des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H). Pour chaque communauté les patches sont classés dans le sens de l'intensité croissante de pâturage. Les lettres identiques indiquent l'absence de différences significatives (test de Fisher).

2.4. Analyse des données

L'intensité de pâturage qui caractérise chaque patch de végétation a été calculé comme le pourcentage de biomasse végétale disponible effectivement consommé par les herbivores (biomasse végétale consommée / (biomasse initiale + PPNA) ; voir Chapitre I). L'effet à court terme du pâturage (i.e. l'effet du prélèvement de biomasse par les herbivores pendant la saison de pâturage en cours) sur les paramètres de la végétation a été estimé en comparant la végétation entre les patchs effectivement pâturés et les patchs dans les exclos de court terme. L'effet à long terme du pâturage (i.e. lié aux changements de végétation induits par le pâturage) sur les paramètres de la végétation a été estimé en comparant les patchs de végétation dans les exclos de court terme et la végétation de l'exclos de long terme.

Les paramètres du sol et de la végétation ont été analysés par une ANOVA hiérarchique avec le type de communauté végétale (premier niveau) et les patchs comme facteurs fixes. Ces paramètres ont ensuite été analysés à l'aide d'ANOVAs à une voie pour chaque communauté végétale séparément. Pour chaque communauté végétale, l'effet à court terme du pâturage et du type de patch ont été analysés en ANOVA à deux voies. Des régressions linéaires ont été réalisées pour tester la relation entre l'intensité de pâturage et la similarité de la végétation des patchs pâturés comparée à la végétation non pâturée de l'exclos à long terme ; entre la minéralisation nette de l'azote du sol et la production primaire ; et entre la minéralisation nette de l'azote et le ratio C/N de la biomasse végétale. La normalité et l'homogénéité des variances des jeux de données ont été vérifiées avant l'utilisation des tests paramétriques. Les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel MINITAB 13.31 (MINITAB Inc.)

3. RESULTATS

3.1. Paramètres fonctionnels de la végétation pâturée

A l'échelle de la communauté végétale (i.e. M vs. Mh vs. H), la PPNA est significativement plus importante en exclos de long terme qu'en situation pâturée dans le cas des communautés M et Mh. La même tendance, non significative, est observée pour la communauté H (Tab. 5.2). Le ratio C/N de la biomasse végétale aérienne est plus élevé au sein de l'exclos de long terme qu'en situation pâturée pour les communautés M et H et cette tendance n'est significative que pour la communauté H (Tab. 5.2). Le ratio C/N moyen ne varie pas significativement entre les communautés Mh pâturées et non pâturées.

Tableau 5.2.

Production primaire nette aérienne ($\text{g MS m}^{-2} \text{ j}^{-1} \pm \text{ET}$) et ratio C/N ($\pm \text{ET}$) de la biomasse végétale aérienne des trois communautés végétales, en situation pâturée, en exclos de court terme et en exclos de long terme.

	PPNA			Ratio C/N		
	M	Mh	H	M	Mh	H
Pâturé	4.53±2.10 a	3.29±2.64 a	2.78±1.58 a	23.70±4.55 a	24.21±4.78 a	21.21±3.16 a
Exclos de court terme	5.87±2.09 ab	3.27±2.24 a	3.05±1.09 a	25.56±7.70 a	21.52±3.65 a	22.18±4.00 a
Exclos de long terme	8.14±0.22 b	7.50±0.60 b	4.05±1.12 a	31.48±0.40 a	23.03±1.20 a	27.12±4.02 b

PPNA: production primaire nette aérienne. Les lettres identiques indiquent l'absence de différences significatives dans une colonne (test de Fisher).

Tableau 5.3.

Résultats des ANOVAs hiérarchiques testant l'effet du type de communauté végétale (facteur de niveau principal) et des patchs sur la production primaire (PPNA), le ratio C/N et le taux de minéralisation de l'azote en situation pâturée.

	Communauté	Patchs
Situation pâturée		
PPNA	9.21 **	8.54 ***
C/N	4.31 *	7.27 ***
Minéralisation N	4.78 *	2.13 *

*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$

Tableau 5.4.

Résultats des ANOVAs testant les effets des patchs et de la protection vis-à-vis des herbivores (pâturé vs. exclos de court terme) sur la production primaire (PPNA) et le ratio C/N de la végétation.

	PPNA			C/N		
	M	Mh	H	M	Mh	H
Patchs	3.25 *	37.7***	10.16***	0.89	3.41*	3.15
Protection	4.07	0.00	0.65	1.00	4.71*	0.10
Interaction	1.26	2.76*	2.38	8.08**	2.57	0.81

*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$

Au sein de la prairie pâturée, les paramètres fonctionnels de la végétation présentent des variations spatiales significatives car la PPNA et le ratio C/N de la végétation varient significativement entre les communautés et au sein des communautés végétales, c'est à dire entre les patches (Tab. 5.3). La PPNA peut varier d'un facteur 8 entre les patches de végétation tandis que le ratio C/N de la phytomasse varie de 30 à 20. Ces variations peuvent être reliées au niveau d'intensité de pâturage, la PPNA étant significativement plus faibles dans les patches intensément pâturés que dans les patches faiblement pâturés pour chaque communauté végétale (Fig. 5.2A). Les régressions linéaires montrent des tendances consistantes de la variation de la PPNA le long du gradient d'intensité de pâturage selon les communautés végétales (M : $R^2 = 0,4666$; $p = 0,004$; Mh : $R^2 = 0,3675$; $p = 0,005$; H : $R^2 = 0,2871$; $p = 0,032$). Le ratio C/N de la biomasse végétale diminue significativement lorsque l'intensité de pâturage augmente dans les communautés M ($R^2 = 0,522$; $p = 0,008$) et Mh ($R^2 = 0,2756$; $p = 0,044$) alors que cette tendance n'est pas significative pour la communauté H ($R^2 = 0,0609$; $p = 0,439$) (Fig. 5.2B). La production végétale diminue donc en quantité et augmente en qualité le long du gradient croissant d'intensité de pâturage avec des tendances de variations très similaires pour les trois communautés végétales. L'amplitude de la variation de la PPNA apparaît cependant plus grande dans la communauté Mh que dans les communautés M et H (Fig. 5.2).

Certaines exceptions à cette tendance peuvent être notées. Le patch intensément pâturé Mh5 et les patches faiblement pâturés Mh1 et Mh2 présentent des ratios C/N similaires. Deux patches faiblement pâturés, Mh1 et H2, tendent à avoir une PPNA plus importante que celle de la végétation non pâturée de l'exclos de long terme.

3.2. Influence à court terme du pâturage

Pour une composition floristique identique, la production primaire de 9 patches sur 13 tend à être plus importante en exclos de court terme qu'en situation pâturée alors que les quatre autres patches, soumis à des pressions de pâturage faibles ou intermédiaires, (M2, H2, Mh1 et Mh3), tendent à avoir une production primaire supérieure en situation pâturée (Fig. 5.3A). Néanmoins, cet effet à court terme de la protection de la végétation vis-à-vis des herbivores sur la PPNA apparaît non significatif quelle que soit la communauté végétale alors que l'effet du type de patch sur la PPNA est très significatif (Tab. 5.4).

L'exclusion à court terme des herbivores conduit à des effets très variés sur le ratio C/N de la biomasse végétale au sein des communautés végétales M et Mh selon les patches de végétation

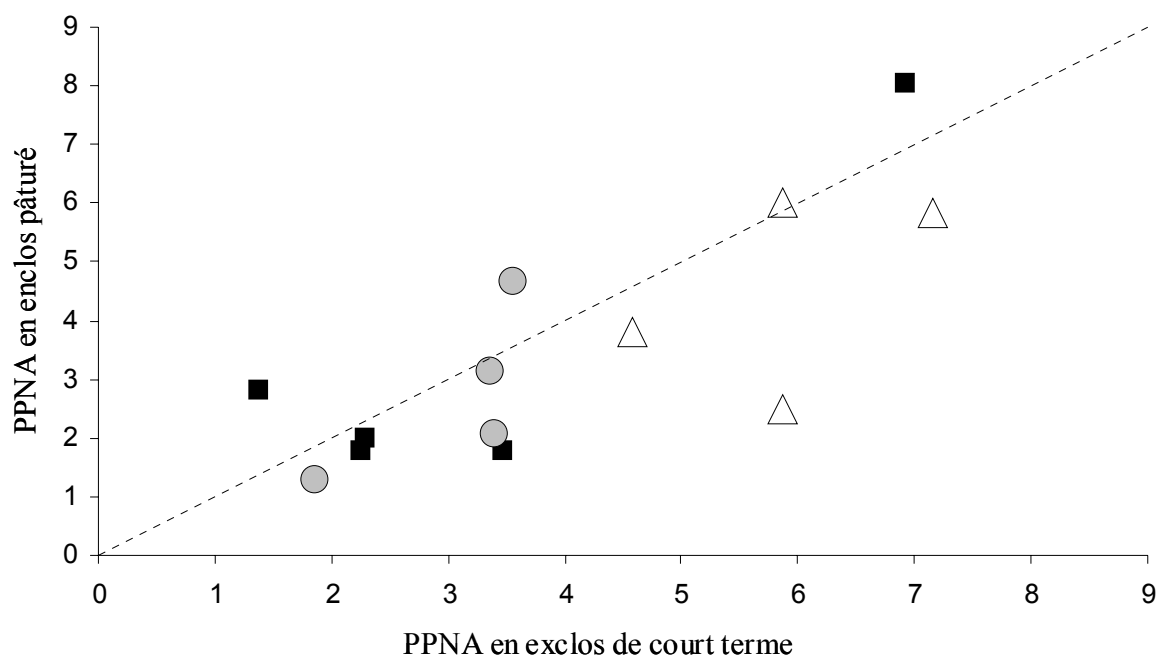


Figure 5.3A. Production primaire (PPNA) des patches de végétation pâturés ($\text{g MS m}^{-2} \text{j}^{-1}$) en fonction de la PPNA des patches de végétation protégés pour la saison. La courbe en pointillé correspond à l'égalité entre les deux productions. Chaque point représente un type de patch et est la moyenne de 4 réplicats. Triangle : mésophile, carré : méso-hygrophile, rond : hygrophile.

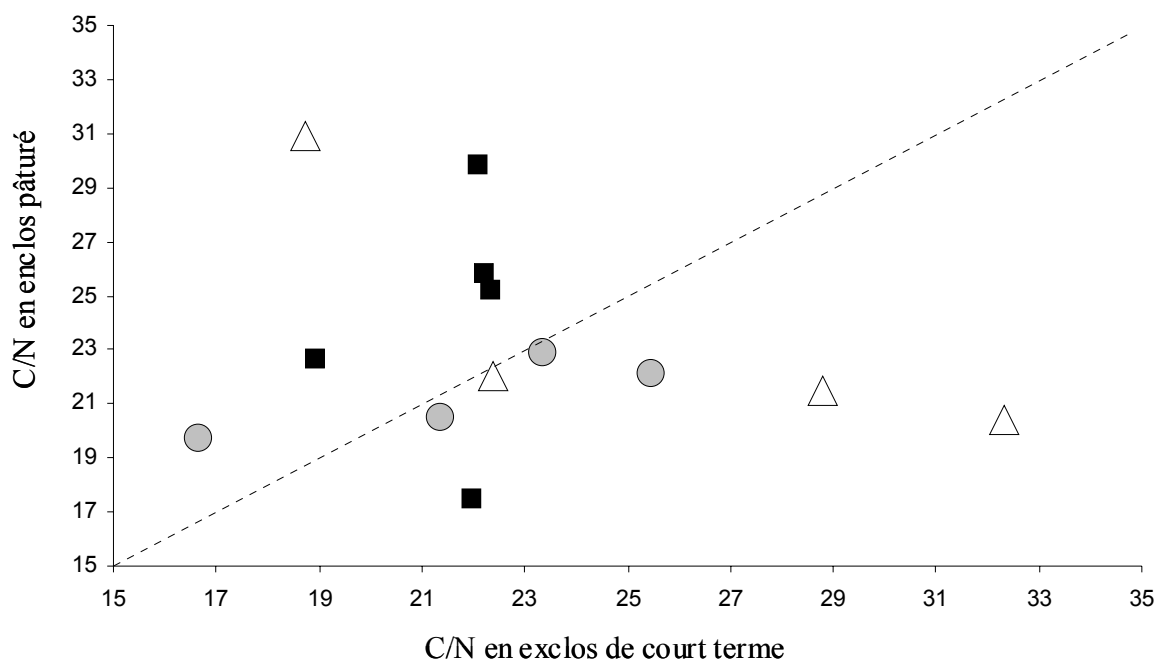


Figure 5.3B. C/N de la végétation aérienne des patches en fonction du C/N de la végétation aérienne des patches protégés pour la saison. La courbe en pointillé correspond à l'égalité entre les deux C/N. Chaque point représente un type de patch et est la moyenne de 3 réplicats.

tandis qu'aucune variations significative n'est relevée entre les patchs de la communauté H (Tab. 5.4). Le ratio C/N de la biomasse végétale aérienne tend à être plus élevé en situation pâturée que non pâturée pour six patchs alors qu'il tend à être plus faible pour les sept autres Fig. 5.3B).

3.3. Influence à long terme du pâturage : l'effet des « assemblages d'espèces »

Il existe une variabilité de la PPNA et du ratio C/N de la biomasse végétale entre les patchs de végétation au sein des exclos de court terme (i.e. sans l'effet du prélèvement de biomasse par les herbivores). La PPNA des patchs en exclos de court terme tend à être plus faible que celle de la végétation non pâturée de l'exclos de long terme. L'effet à long terme du pâturage sur la PPNA apparaît par conséquent négatif et cet impact tend à être plus important dans le cas des patchs issus d'intensités de pâturage fortes que dans ceux issus d'intensité faibles (Fig. 5.4A). Cette tendance est significative pour les communautés Mh et H. L'effet négatif à court terme du pâturage sur la PPNA semble donc renforcer l'effet négatif à long terme du pâturage.

L'effet à long terme du pâturage sur le ratio C/N de la biomasse végétale diffère selon les communautés végétales et varie dans une gamme allant d'un effet nul négatif (Fig. 5.4B). Dans la communauté Mh, aucune différence significative de ratio C/N n'est relevée entre les patchs.

Les variations de C/N trouvées entre les patchs de végétation en situation pâturée découle donc probablement principalement de l'effet à court terme du pâturage. Dans les communautés M et H, il existe une variabilité du ratio C/N entre les patchs en exclos de court terme. Dans la communauté H, le ratio C/N le plus bas est trouvé pour le patch habituellement intensément pâturé H4 tandis que dans la communauté M, le ratio C/N le plus bas est trouvé, à l'inverse, pour le patch habituellement faiblement pâturé M1. Comme l'effet à court terme du pâturage sur le ratio C/N peut aller selon les patchs d'effets positifs à négatifs, les variations de C/N existant au sein des exclos de court terme ne sont pas représentatives des variations existant au sein de la prairie pâturée.

L'effet à long terme du pâturage sur la PPNA et le ratio C/N de la biomasse végétale est lié aux contrastes de composition floristique observés dans cette prairie. L'effet à long terme du pâturage conduit à des modifications de composition floristique à la fois entre la végétation de l'exclos de long terme et celle des patchs pâturés et entre les différents patchs pâturés à des intensités différentes. L'intensité de pâturage qui est exercée sur chaque type de patch de végétation s'échelonne depuis des intensité de pâturage allant de 55% à 88% de biomasse végétale disponible utilisée (Tab. 5.1). Quelle que soit la communauté végétale, plus la pression de pâturage

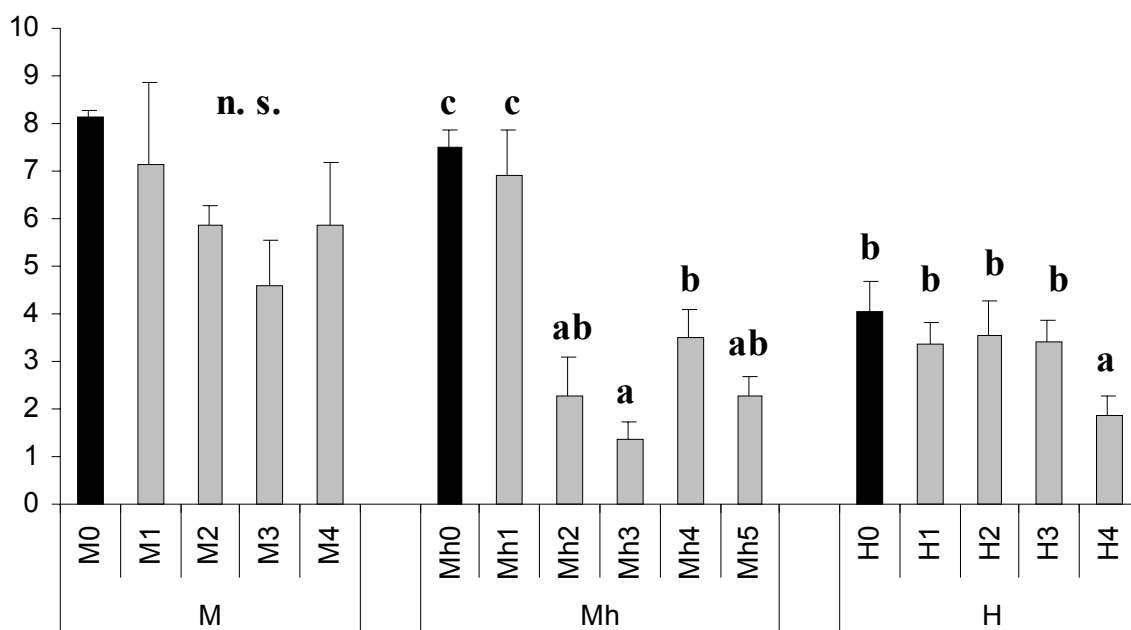


Figure 5.4A. Production primaire aérienne nette (g MS m⁻² j⁻¹ ± ES) des différents patches de végétation dans les exclos de court terme (gris) et de la végétation de l'exclos de long terme (noir) des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H). Pour chaque communauté les patches sont classés dans le sens de l'intensité croissante de pâturage. Les lettres identiques indiquent l'absence de différences significatives (test de Fisher)

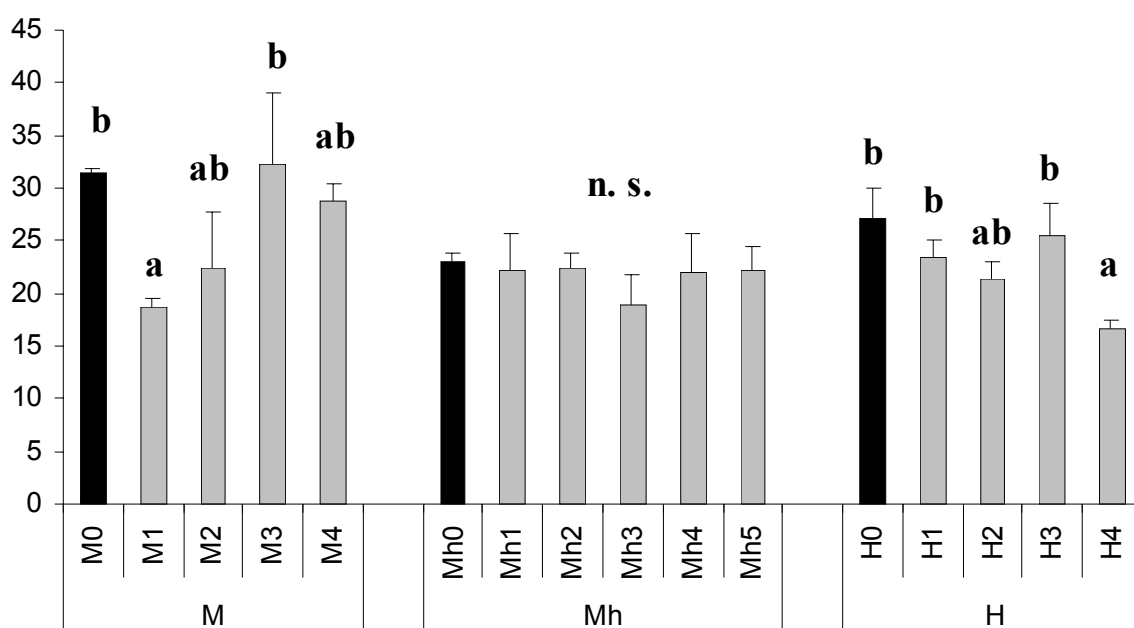


Figure 5.4B. Ratio C/N (±ES) de la biomasse végétale aérienne des différents patches de végétation dans les exclos de court terme (gris) et de la végétation de l'exclos de long terme (noir) des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H). Pour chaque communauté les patches sont classés dans le sens de l'intensité croissante de pâturage. Les lettres identiques indiquent l'absence de différences significatives (test de Fisher).

caractérisant un patch est forte et plus la composition floristique du patch est éloignée de celle de la situation non pâturée (Fig. 5.5).

Pour les trois communautés végétales, les patches de végétation peu pâturée présentent une végétation proche de celle de la végétation non pâturée dominée principalement par des espèces pérennes (e.g. *E. repens* en M1, *A. stolonifera* en H1, *J. gerardi* en Mh1). Par contraste, les patches de végétation soumis à une pression de pâturage forte sont ras et présentent une végétation de composition floristique nettement différente de celle des situations non pâturées incluant notamment une proportion notable d'espèces à cycle de vie annuel ou bisannuel et des légumineuses pour les patches des communautés Mh et H alors que les espèces graminéoïdes pérennes restent largement dominantes dans les patches de la communauté M tout au long du gradient de pâturage (Fig. 5.1).

Ces différences de structures et fonctions des patches de végétation conduisent à observer une variation de l'accumulation et de la qualité de la litière végétale aérienne entre les patches. (Fig. 5.6A et B). La végétation non pâturée de l'exclos de long terme tend à accumuler plus de litière que les patches pâturés. L'accumulation de litière apparaît liée à la production primaire des patches et diminue le long d gradient de pâturage (Fig. 5.6B).

3.4. Liens entre la minéralisation et les paramètres de la végétation

Les taux de minéralisation nette de l'azote du sol varient significativement entre les communautés végétales et entre les patches soumis à des pressions de pâturage contrastées (Tab. 5.3). Dans les communautés M et Mh les taux de minéralisation les plus faibles sont relevés dans le sol de la végétation non pâturée (M0 et Mh0) et dans celui de la végétation faiblement pâturée (e.g. M1 et Mh1) tandis que les taux de minéralisation les plus élevés sont relevés dans le sol de patches intensément pâturés (M3 et Mh3). Dans la communauté H, la variation des taux de minéralisation nette de l'azote du sol entre les différents patches est non significative mais la minéralisation tend également à être plus faible dans les patches non pâturés que pâturés (Fig. 5.2C). Les plus faibles taux de minéralisation de l'azote mesurés sont de l'ordre de 100 à 150 $\mu\text{g N}$ minéralisés en 6 mois et le plus important supérieur à 300 $\mu\text{g N}$ minéralisés en 6 mois.

La PPNA et le ratio C/N de la végétation sont corrélés positivement (Pearson 0,607 ; $p < 0,05$) tandis que le taux de minéralisation nette de l'azote du sol est corrélé négativement avec la PPNA (Pearson $-0,689$; $p < 0,01$) et corrélé négativement avec le ratio C/N de la végétation (Pearson $-0,577$; $p < 0,05$). Lorsque la PPN ou le C/N sont placés en covariables, il n'y a pas d'effet

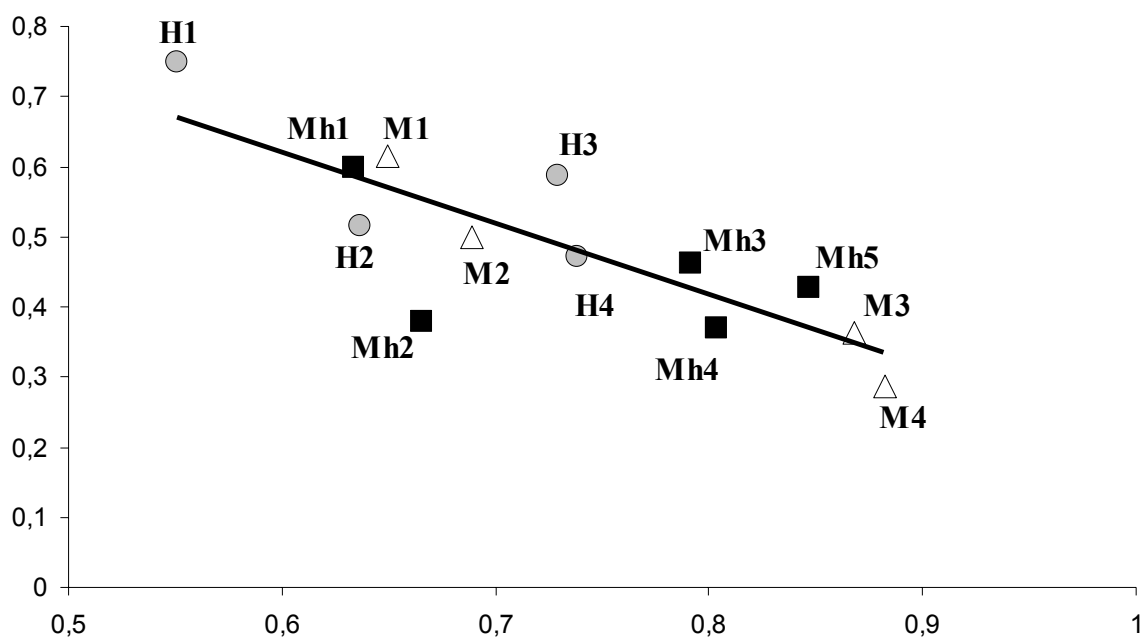


Figure 5.5. Similarité (Indice de Soerensen) de la composition floristique entre les patches pâturés et la végétation de l'exclos à long terme en fonction de l'intensité du pâturage. Triangle : mésophile, carré : méso-hygrophile, rond : hygrophile. $R^2 = 0,6718$ ($F = 22,51$; $p = 0,001$).

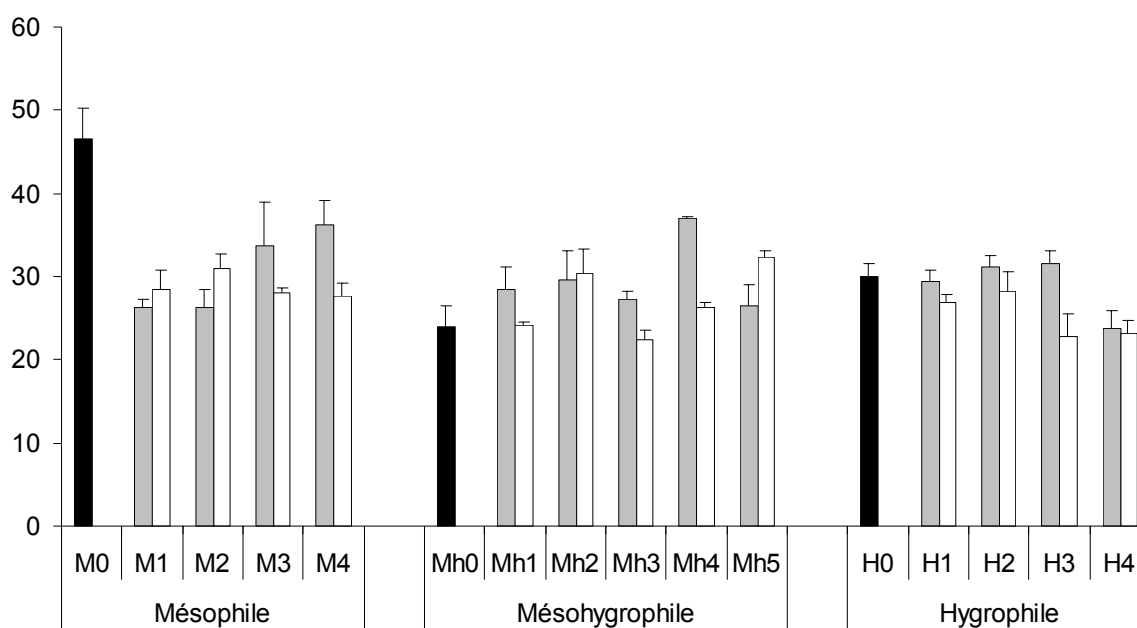


Figure 5.6. Ratio C/N des litières végétale (\pm ES) des différents patches en exclos de court terme (gris), des patches pâturés (blanc) et de la végétation de l'exclos de long terme des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H) pendant la saison de pâturage la saison de pâturage (15 juin).

significatif ni du type de communauté végétale ni de la présence de fèces sur le taux de minéralisation nette (Fig. 6A et B). Des régressions linéaires négatives ont été calculées entre la minéralisation de l'azote et la PPNA (fig. 5.7A) et entre la minéralisation et le ratio C/N de la végétation (fig. 5.7B). Les plus faibles taux de minéralisation ont été relevés pour les patchs non pâturés ou faiblement pâturés présentant une forte PPNA (environ 7 à 8 g MS m⁻² j⁻¹) et une qualité de végétation faible (C/N supérieur à 29). Les taux de minéralisation de l'azote les plus importants sont relevés dans les patchs fortement pâturés caractérisés par une végétation peu productive (moins de 2,5 g MS/m²/j) et une bonne qualité chimique de végétation (C/N inférieur à 21).

4. DISCUSSION

4.1. Variations de paramètres fonctionnels de la végétation selon l'intensité du pâturage

Notre étude montre que le pâturage présente un effet sur la quantité et la qualité de la production végétale qui est très semblable pour trois communautés végétales de composition floristique largement différentes. En situation pâturée, l'ANPP moyenne des trois communautés végétales est diminuée (Rusch et Oesterheld, 1997; Pucheta *et al.*, 1998; Fahnestock et Detling, 2002) et la qualité moyenne de la végétation est augmentée ((Ruess et McNaughton, 1987; Holland et Detling, 1990; Holland *et al.*, 1992) dans les communautés M et H.

Nous avons pu mettre en évidence que les variations spatiales de l'intensité du pâturage conduisaient à des variations des paramètres fonctionnels au sein des communautés végétales (i.e. entre les patchs de végétation). L'accroissement de la pression de pâturage subie par la végétation correspond à une diminution de la PPNA et une augmentation de la qualité de végétation au sein de chacune des communautés végétales. L'amplitude de ces variations de caractéristiques de végétation provoquée par le pâturage peut atteindre une amplitude similaire à celle mesurée entre des prairies humides à une échelle régionale (Milchunas et Lauenroth, 1993) et est plus importante que celle reportée par Baron *et al.* (2002) au sein d'une prairie canadienne soumise à différentes pressions de pâturage. Ce résultat souligne l'importance fonctionnelle du rôle joué par le patron spatial de pâturage dans les prairies soumises à un pâturage extensif et soutient notre hypothèse initiale selon laquelle des variations spatiales de l'intensité du pâturage et de la structure de végétation peuvent entraîner d'importantes variations des fonctions de la végétation au sein de la prairie.

Il existe en conséquence, au sein de la prairie pâturée, un gradient d'intensité de pâturage qui

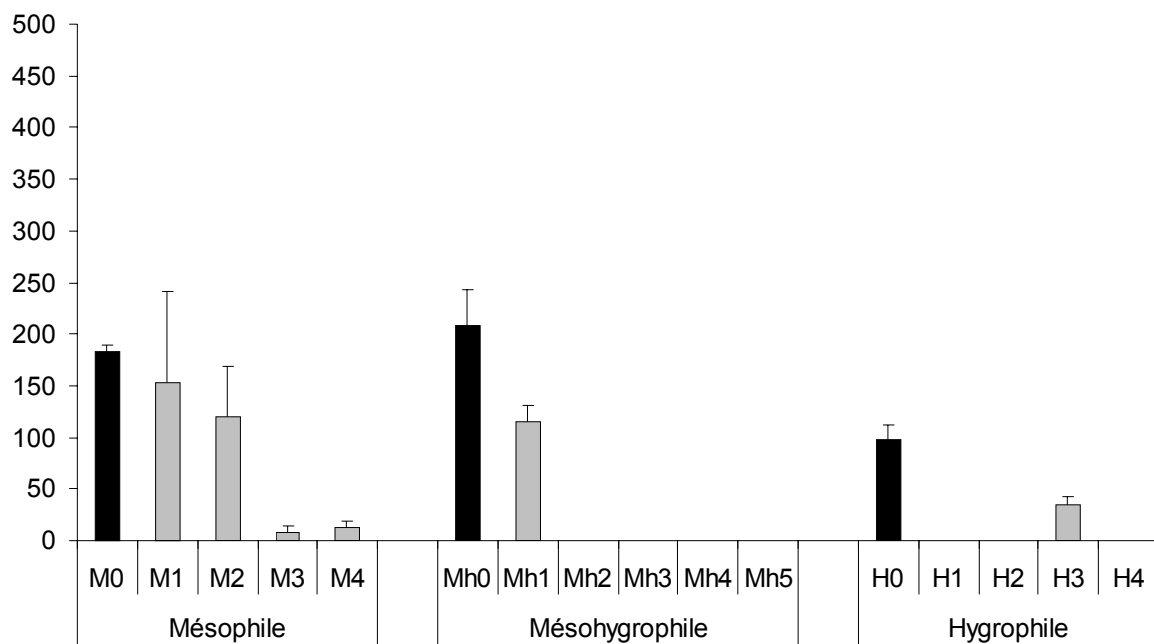


Figure 5.7A. Quantité de litière végétale au sol (g MS m⁻² ± ES) des différents patches (gris) et de la végétation de l'exclos de long terme des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H) avant le début de la saison de pâturage (10 avril).

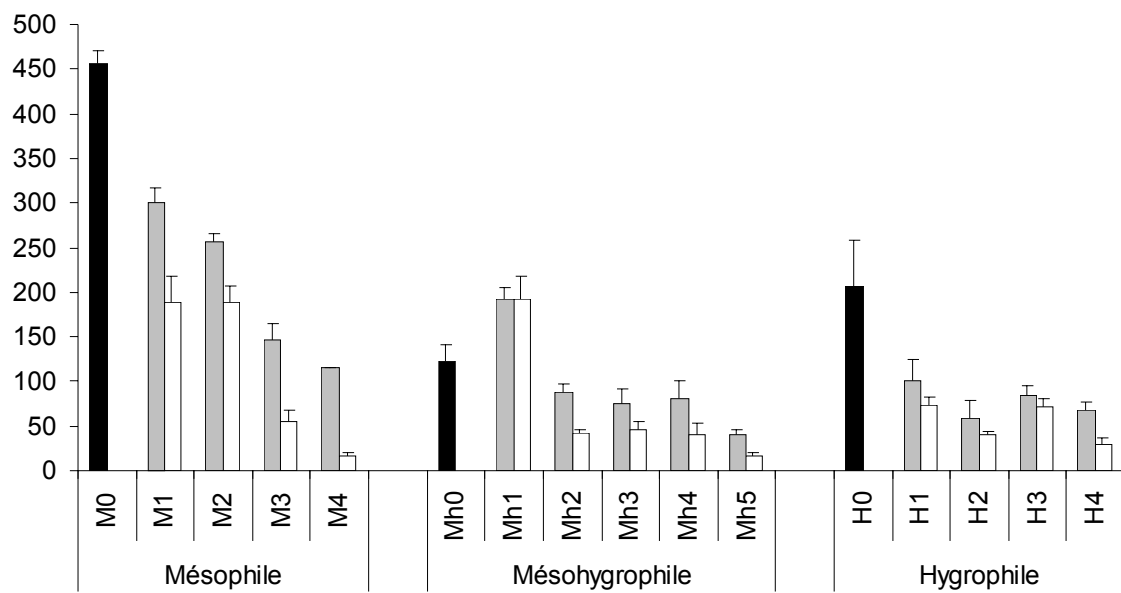


Figure 5.7B. Quantité de litière végétale au sol (g MS m⁻² ± ES) des différents patches en exclos de court terme (gris), des patches pâturés (blanc) et de la végétation de l'exclos de long terme des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H) pendant la saison de pâturage la saison de pâturage (25 juin).

correspond à un gradient de qualité de la végétation et également à un gradient inverse de production végétale. L'amplitude de ces variations des caractéristiques de la végétation dépend cependant du type de communauté végétale. En effet, la diminution de PPNA et du ratio C/N de la biomasse végétale est plus importante au sein des communautés mésophile et méso-hygrophile que dans la communauté hygrophile où les variations du ratio C/N entre les patches ne sont pas significatives. Ainsi que l'a formulé Cebrian (1999), les patches de végétation avec une forte qualité chimique voient un plus grand pourcentage de leur production détournée par les herbivores et un plus faible pourcentage intégrer le sol sous forme de litière ce qui conduit à une variation des flux de carbone au sein de la prairie.

4.2. Influences à court et long terme du pâturage

Deux mécanismes majeurs semblent pouvoir expliquer cet impact de l'intensité du pâturage sur la quantité et la qualité de la production végétale. A court terme, la défoliation exercée par les herbivores peut induire des réponses physiologiques des espèces végétales et, à long terme, le pâturage est susceptible de modifier la composition floristique des communautés végétales. Ces deux mécanismes sont susceptibles d'être modulés en fonction de l'intensité de l'herbivorie.

Les contrastes floristiques entre patches induisent de plus fortes variations d'ANPP que l'effet à court terme du pâturage. On observe cependant, à court terme, (i.e. après une saison de protection) que l'ANPP de la végétation non pâturée tend à être plus importante que celle de la végétation pâturée, quel que soit le type de patch ce qui suggère un effet négatif général de la défoliation sur la production des espèces végétales qui renforce l'effet à long terme. Ferraro et Oesterheld (2002), Semmartin et Oesterheld (2001) ont montré que la défoliation entraîne généralement une diminution de la production nette totale. Il existe cependant quelques patches pâturés (4 sur 13) soumis à des pressions de pâturage intermédiaires qui tendent à avoir une production primaire supérieure à celle des patches non défoliés. Une telle stimulation de la production primaire par la défoliation est reportée par certains auteurs (Dyer *et al.*, 1993; de Mazancourt *et al.*, 1998) mais apparaît peu fréquente dans notre système. Il est possible que la défoliation chronique exercée par les herbivores dans cette prairie ne permet pas aux plantes de constituer des réserves suffisantes pour permettre cette surcompensation (Turner *et al.*, 1993). Les effets à court et long terme du pâturage contribuent tous deux aux variations de C/N des patches reportées dans cette étude. L'impact de la défoliation sur le ratio C/N de la biomasse végétale apparaît très variable selon les patches. De tels effets contrastés de la défoliation sur le C/N des tissus végétaux ont été reportés dans d'autres études

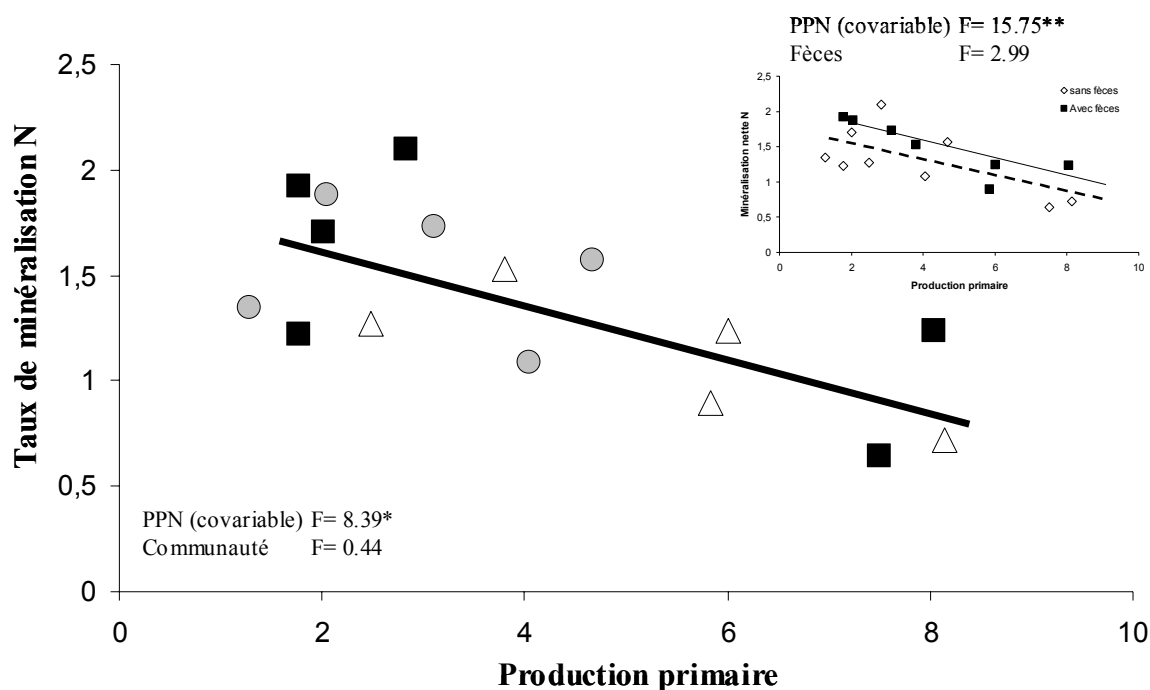


Figure 5.8A. Minéralisation nette de l'azote du sol ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$) en fonction de la production primaire de la végétation ($\text{g MS m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). Triangle : mésophile, carré : méso-hygrophile, rond : hygrophile. Régression : $R^2 = 0,474$; $p < 0,01$. En encart : relation entre minéralisation et PPN selon la présence ou non de fèces. Les résultats des tests de l'effet du type de communauté ou des fèces et de la covariable PPN sur la minéralisation sont présentés sur la figure.

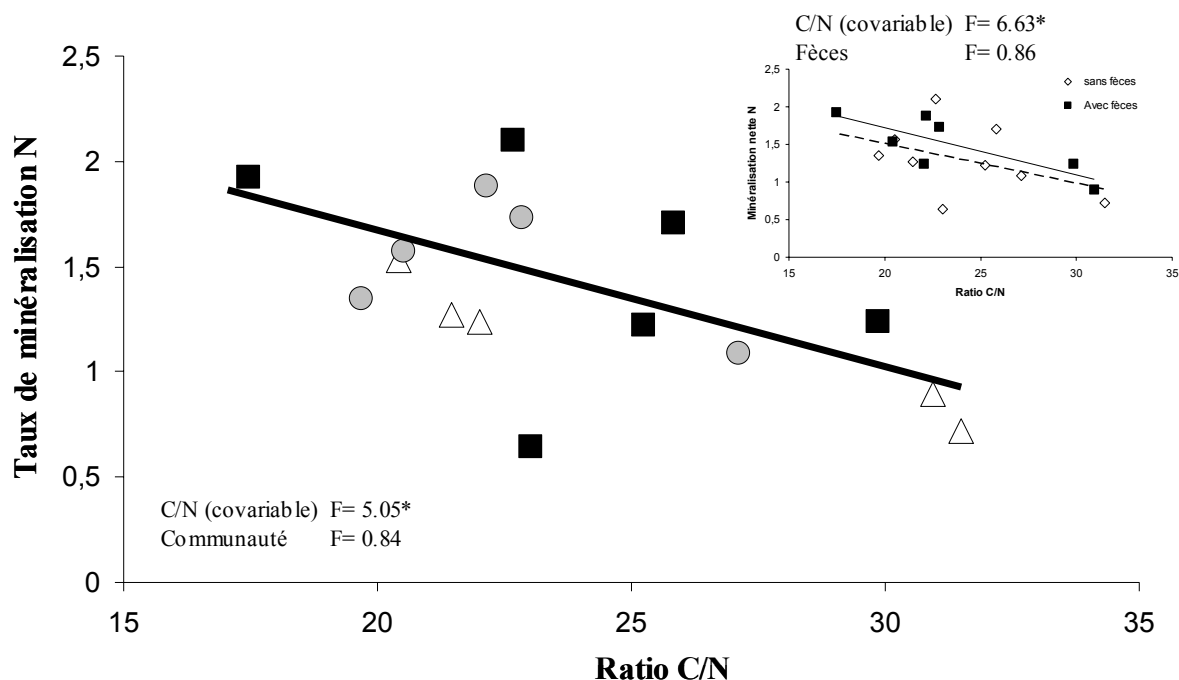


Figure 5.8B. Minéralisation nette de l'azote du sol ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$) en fonction du ratio C/N de la végétation. Triangle : mésophile, carré : méso-hygrophile, rond : hygrophile. Régression : $R^2 = 0,331$; $p < 0,05$. En encart : relation entre minéralisation et C/N selon la présence ou non de fèces. Les résultats des tests de l'effet du type de communauté ou des fèces et de la covariable C/N sur la minéralisation sont présentés sur la figure.

(Polley et Detling, 1989; Green et Detling, 2000; Mikola *et al.*, 2000; Williams *et al.*, 2003; Simon *et al.*, 2004). Guitian & Bardgett (2000) soulignent l'importance des réponses spécifiques à la défoliation qui peuvent être très différentes en fonction de la tolérance des espèces végétales au pâturage et selon l'intensité du pâturage.

Nous avons pu mettre également en évidence l'existence d'une variation de la PPNA et du C/N de la végétation entre les patchs en exclos de court terme, c'est à dire en l'absence d'un effet du prélèvement de biomasse de l'année en cours. Ces variations apparaissent par conséquent liées aux différences de composition floristique entre les patchs.

Les contrastes floristiques sont maximaux/ maximisés le long du gradient de pâturage : plus l'intensité de pâturage est forte et plus la composition floristique d'un patch diffère de celle de la végétation de l'exclos de long terme. En particulier, les espèces qui occupent jusqu'à 70 - 90% en situation non pâturée (*E. repens* dans le M, *J. gerardi* dans le Mh et *A. stolonifera* dans le H), ne sont plus que marginalement notées voire absentes dans les patchs intensément pâturés. Réciproquement l'occurrence d'espèces annuelles et légumineuses est nettement plus forte dans les patchs fortement pâturés. Ces observations sont cohérentes avec les résultats d'autres études de systèmes prairiaux pâturés (Pucheta *et al.*, 1998) et soutiennent l'hypothèse que la variation des paramètres de quantité et de qualité de production végétales sont causées principalement par les modifications de composition floristique générées par le pâturage.

La végétation de l'exclos de long terme est caractéristique d'une prairie humide où la dynamique de la végétation est généralement régulée par la compétition pour la lumière et pour les ressources minérales du sol (Burke *et al.*, 1998) avec des espèces végétales très productives, de type pérenne. La modification de la composition spécifique observée ici avec l'augmentation d'intensité de pâturage cadre avec les travaux de Milchunas et Lauenroth (1993) puisqu'on observe, avec l'augmentation d'intensité du pâturage, un remplacement des espèces présentant des traits de vie adaptées à la compétition pour les ressources au profit de celles adaptées à une tolérance au pâturage. Ainsi les espèces pérennes de haute taille avec un investissement en structure important sont remplacées par des espèces annuelles et légumineuses ou certaines pérennes tolérantes au pâturage dans les patchs intensément pâturés. Ce remplacement d'espèce se traduit sur le plan fonctionnel par une diminution de l'ANPP et du C/N des patchs pâturés par rapport à la végétation non pâturée. Les modifications de la composition floristique conduisent cependant à des conséquences différentes selon les communautés végétales. Au sein des communautés M, l'augmentation de l'intensité du pâturage conduit au remplacement de l'espèce pérenne dominante *E. repens* par une autre graminée pérenne *L. perenne* et à l'installation de légumineuses. Dans les

communautés Mh et H, l'augmentation de l'intensité du pâturage conduit au remplacement des espèces dominantes pérennes par des espèces annuelles et des légumineuses. Comme l'ont proposé Semmartin *et al.* (2004), le pâturage semble induire une plus forte modification fonctionnelle de la végétation des sites humides que secs.

4.3. Liens entre paramètres fonctionnels de la végétation et processus du sol

Pour les 3 communautés végétales étudiées, les différents patches montrent des patrons de minéralisation nette de l'azote différents et ces variations sont significativement corrélées aux variations de production primaire et de ratio C/N de leur végétation. Ces résultats suggèrent fortement que les variations de quantité et de qualité de la production végétale induite par le pâturage se répercute sur les ressources en matière végétale qui intègrent le sol et régulent la biomasse et l'activité des microorganismes du sol (Bardgett *et al.*, 1998).

Trois hypothèses peuvent être formulées pour expliquer le lien entre les paramètres de la végétation et la minéralisation de l'azote. Premièrement, la qualité des tissus végétaux est généralement corrélé positivement au taux de décomposition de la litière végétale (Wedin, 1995). Une augmentation de la qualité de la litière est donc susceptible d'augmenter le taux de libération d'azote dans le sol. Deuxièmement, la diminution du ratio C/N de la litière augmenterait la limitation en carbone pour les microorganismes hétérotrophes qui seraient alors moins bons compétiteurs pour l'azote minéral, ce qui augmenterait la disponibilité de l'azote minéral pour les plantes (Kaye et Hart, 1997). Enfin, les variations des flux de litière pourraient réguler la croissance et de l'activité microbiennes (Zak *et al.*, 1994; Hooper et Vitousek, 1998). La réduction la quantité de litière entraîne une réduction de la ressource en carbone pour les microorganismes du sol (Tracy et Frank, 1998; Stark et Grellmann, 2002) et cette réduction peut conduire à une diminution de la biomasse microbienne et donc à une diminution de la quantité d'azote immobilisée dans la biomasse microbienne (Holland et Detling, 1990) ce qui a pour conséquence d'augmenter le taux de minéralisation net de l'azote.

Les variations de quantité et la qualité de la biomasse végétales peuvent donc toutes deux fournir des mécanismes explicatifs pertinents pour les variations des taux de minéralisation de l'azote du sol (Fahnestock et Detling, 2002) Des expérimentations en conditions contrôlées sont en cours pour tester en particulier si les variations de flux de C vers le sol peuvent influencer la minéralisation nette de l'azote des sols indépendamment de la qualité de la litière.

5. CONCLUSION

Les trois communautés végétales présentes dans la prairie de cette étude présentent des réponses fonctionnelles à l'intensité du pâturage très similaires. En effet, quelle que soit la communauté végétale, plus l'intensité de pâturage exercée par les herbivores est élevée et plus la production primaire est faible et la qualité de la végétation élevée. Nous avons de plus pu montré que le taux de minéralisation nette de l'azote des sols était stimulé par le pâturage ((Frank et Evans, 1997; McNaughton *et al.*, 1997; Frank et Groffman, 1998) et inversement corrélé au niveau de production primaire et au ratio C/N de la végétation ce qui soutient l'idée que la végétation influence les processus du sol (van der Krift et Berendse, 2001; Knops *et al.*, 2002). Nos résultats montrent que le niveau d'intensité de pâturage joue un rôle majeur dans la structure et le fonctionnement de la végétation et indirectement sur le processus de minéralisation nette de l'azote des sols.

CHAPITRE IV :

INFLUENCE DE LA QUANTITE ET DE LA QUALITE DE LA LITIERE VEGETALE SUR LES PROCESSUS DU SOL

CHAPITRE IV :

INFLUENCE DE LA QUANTITE ET DE LA QUALITE DE LA LITIERE VEGETALE SUR LES PROCESSUS DU SOL

RESUME

Le pâturage peut modifier la quantité et la qualité des entrées de matériel végétal vers le sol et ainsi influencer indirectement les microorganismes hétérotrophes du sol qui dépendent de ces apports de carbone. Cependant, il a été observé que la réduction de la biomasse végétale pouvait diminuer le taux de minéralisation nette de l'azote du sol en diminuant l'activité microbienne ou bien, à l'inverse, pouvait stimuler la minéralisation de l'azote en diminuant l'immobilisation microbienne de l'azote. Le sol utilisé dans cette expérience provient d'une prairie où le pâturage crée des variations spatiales de la minéralisation nette de l'azote du sol ainsi que du couvert végétal. Notre objectif était de déterminer si une réduction des apports de biomasse végétale vers le sol pouvait augmenter le taux de minéralisation nette de l'azote et si la qualité chimique de la biomasse végétale affecte l'effet de ces apports. Nous avons procédé à des incubations de sol d'une durée de 94 jours en présence de différentes quantités et qualités de litière végétale.

Les apports croissants de carbone (de 500 à 8000 $\mu\text{g C g}^{-1}$ sol) au sol par la litière végétale ont stimulé la croissance et l'activité microbienne du sol. La biomasse N microbienne a été stimulée par les apports croissants de C sans aucun effet du C/N des litières tandis que l'activité de dégradation du FDA était stimulée de façon synergique par l'augmentation de la quantité et de la qualité des litières. Cette stimulation a conduit à une augmentation de la teneur en azote minéral du sol avec la litière de forte qualité (C/N 11) comparé au témoin de sol sans litière tandis que l'apport de litière de qualité moindre (C/N de 22 et 46) conduisait à une diminution de cette teneur en azote minéral comparé au témoin. En l'absence d'une diminution importante de l'activité microbienne, cette diminution de teneur en azote minéral apparaît découler d'une augmentation de l'immobilisation microbienne de l'azote. Nos résultats fournissent une preuve expérimentale que la réduction de la quantité de litière peut avoir des effets opposés sur la minéralisation nette de l'azote de ce sol de prairie pâturée. En dessous d'un seul de qualité de végétation de 22 de C/N, le taux de minéralisation nette de l'azote apparaît dépendre principalement du taux d'immobilisation

microbien de l'azote et les herbivores peuvent alors influencer les flux nets d'azote en contrôlant l'importance du taux d'immobilisation de l'azote par les microorganismes du sol.

1. INTRODUCTION

Malgré le nombre important d'études sur l'impact des herbivores sur le cycle de l'azote, la question de savoir comment les herbivores accélèrent ou décélèrent le cycle de l'azote est toujours débattue (Bakker *et al.*, 2004). Les herbivores peuvent stimuler le taux de cyclage des nutriments (Holland et Detling, 1990; Tracy et Frank, 1998; Frank *et al.*, 2000; Sirotiak et Huntly, 2000) ou le diminuer (Pastor *et al.*, 1993; Ritchie *et al.*, 1998; Van Wijnen *et al.*, 1999). La croissance et l'activité des microorganismes qui contrôlent les processus de décomposition et de minéralisation de l'azote dans le sol dépendent en partie de la quantité et de la qualité des apports de matière organique vers le sol (Knops *et al.*, 2002). Les herbivores peuvent modifier la qualité et la quantité de ces entrées de matière organique végétale vers le sol, et exercer ainsi une influence indirecte importante sur le processus microbien de minéralisation nette de l'azote du sol (Bardgett *et al.*, 1998).

De nombreux travaux ont porté sur l'influence indirecte du pâturage sur les processus du sol à travers l'impact, positif ou négatif, des herbivores sur la qualité chimique de la végétation (Pastor et Cohen, 1997; Ritchie *et al.*, 1998; Bakker *et al.*, 2004). Il a été montré que le taux de décomposition et la minéralisation nette de l'azote étaient positivement corrélés à la qualité de la végétation (Melillo *et al.*, 1982; Taylor *et al.*, 1989; Aerts et de Caluwe, 1997). En conséquence, les modifications de composition spécifique et de qualité de végétation des communautés végétales, induites par le pâturage peuvent conduire, selon les cas, à une stimulation ou une décélération du cycle de l'azote (Pastor *et al.*, 1993; Stark *et al.*, 2002; Semmartin *et al.*, 2004).

La croissance des microorganismes hétérotrophes est généralement limitée par le carbone (Hodge *et al.*, 2000). Il est en conséquence attendu que les herbivores puissent réguler la biomasse microbienne via leur influence sur la biomasse végétale. Cette hypothèse est soutenue par les travaux qui ont trouvé une relation positive entre la production végétale et la biomasse microbienne des sols (Zak *et al.*, 1994; Tracy et Frank, 1998). Néanmoins les conséquences des variations de flux de C vers le sol sur le processus de minéralisation de l'azote restent mal connues. Certains auteurs ont montré que les flux de C soutenaient l'activité microbienne et favorisait la minéralisation nette (Zak *et al.*, 1993; Hungate *et al.*, 1997; Hamilton et Frank, 2001) tandis que d'autres montrent que les flux de C soutiennent l'immobilisation de l'azote par les microorganismes du sol et diminuent la minéralisation nette de l'azote (Bazzaz, 1990; Diaz *et al.*, 1993; Gallardo et Schlesinger, 1995; Schaeffer *et al.*, 2003). En conséquence, la réduction de la biomasse végétale et

donc des flux de C vers le sol par les herbivores peut conduire à une stimulation (Holland et Detling, 1990; Burke *et al.*, 1998) ou une diminution (Van Wijnen *et al.*, 1999) du taux de minéralisation nette de l'azote des sols.

Le pâturage est susceptible d'influencer simultanément la quantité et la qualité de la biomasse végétale et il est possible que l'interaction de ces deux paramètres explique une partie des effets contrastés des flux de C sur la minéralisation de l'azote selon les situations.

Nous avons observé dans des prairies humides une augmentation de la minéralisation nette de l'azote du sol le long d'un gradient d'intensité de pâturage en relation avec une diminution de la production primaire et une amélioration de la qualité de la végétation (Rossignol *et al.*, 2006). Sur le terrain, il est difficile de dissocier l'effet des variations de quantité et de qualité de litière sur les processus microbiens. Nous avons cherché ici à mesurer expérimentalement l'effet de variations de quantité de litière (particulièrement de la quantité de C contenue dans les litières) et de la qualité de cette litière (estimée par le rapport C/N de la biomasse végétale) sur la biomasse microbienne du sol et le processus de minéralisation de l'azote.

L'objectif de cette étude expérimentale est de tester à ces deux hypothèses. (1) La réduction de la quantité de C apportée par la litière le long du gradient d'intensité de pâturage conduit à observer une diminution de l'immobilisation de l'azote par les microorganismes du sol et, par la suite, une augmentation de la minéralisation nette de l'azote. (2) L'effet de la quantité de litière sur les processus microbiens est affecté par la qualité du matériel végétal. Une expérimentation d'incubation de sol de prairie humide pâturée en conditions contrôlées a été mise en place. Nous avons testé de façon croisée différentes quantités et qualité de matériel végétal, dans une gamme similaire aux variations mesurées sur ce terrain (Chapitre III).

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Sol

Le sol utilisé pour l'incubation a été prélevé dans une prairie humide pâturée située dans le Marais Poitevin (46° 28'N; 1° 13'W). Le sol de cette prairie présente une texture argileuse et des caractéristiques hydromorphiques. On différencie un horizon superficiel, ou mat racinaire, riche en matière organique, de 5 à 10 cm d'épaisseur où se trouve la majorité de la biomasse racinaire et un horizon A1 gris de 10 à 30 cm d'épaisseur.

Des échantillons de sol ont été prélevés fin juillet dans l' horizon superficiel d'une même prairie, en cinq points différents caractérisés par une végétation homogène et régulièrement pâturée. Après le prélèvement, le sol a été maintenu au frais à l'aide de glacières. La teneur du sol en azote minéral total était de $48,8 \mu\text{g N g}^{-1}$ sol sec, le taux de matière organique de 20%, le taux de carbone total de 15,9% et le taux d'azote total de 1,7% (Tab. 6.1). Le sol a été tamisé à 2 mm avant usage.

2.2. Litières végétales

Tableau 6.1.

Caractéristiques du sol et des litières végétales

	C/N \pm ES	C Total (% masse totale)	N Total (% masse totale)
Sol	$9.59 \pm 0,13$	$15.88 \pm 0,07$	$1,66 \pm 0,02$
Litières végétales			
Er mix	46.62 ± 3.59	42.76 ± 0.03	0.93 ± 0.08
Hm mix	22.43 ± 1.06	40.43 ± 0.07	1.81 ± 0.08
Clover mix	11.03 ± 0.49	44.02 ± 0.13	4.00 ± 0.17

Trois litières végétales différentes, composées de mélanges d'espèces, et dont le ratio C/N était respectivement de 46, 22 et 11 (Tab. 6.1) ont été utilisées dans l'expérience. Le premier type de litière végétale (Er mix) a été récolté dans la même prairie pâturée que le sol, sous une végétation faiblement pâturée dominée par la graminée pérenne *Elymus repens*. Le deuxième type de litière végétale (Hm mix) a été récolté également dans cette prairie, sous une végétation intensément pâturée dominée par la graminée annuelle *Hordeum marinum*. Le troisième type de litière (Clover mix) a été obtenu en récoltant de la biomasse végétale aérienne dans une pelouse (sur le campus de l'Université de Rennes1) dominée par l'espèce légumineuse *Trifolium repens*. Les trois types de

litières ont été séchés 48h à 65°C. Leurs teneurs respectives en azote total et en carbone total ainsi que le ratio C/N des différentes litières ont été analysés à l'aide d'un autoanalyseur CHN (Perkin Elmer) et sont reportés dans le tableau 6.1.

2.3. Incubations

Une quantité de 100g de sol sec a été placée après homogénéisation et tamisage dans 40 pots de plastique rectangulaires (10 cm x 20 cm). La teneur en eau des sol est ajustée à 30% dans chaque échantillon par ajout d'eau distillée. Tout au long de l'expérience d'incubation, la teneur en eau est maintenue constante par des ajouts d'eau distillée quand nécessaire. Les 40 échantillons de sol sont ensuite mis à incuber pendant 5 jours (du 29/07 au 02/08/2003) à 20°C en chambre de culture ventilée afin de stimuler l'activité microbienne des sols avant l'incorporation des litières.

Tableau 6.2.

Quantité de litière, d'azote et de carbone incorporées au sol pour les différents traitements

Type de litière	Masse totale (mg de MS pour 100 g de sol sec)	Total C ($\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec)	Total N ($\mu\text{g g}^{-1}$ sol sec)
Er mix	116.93	500.02	10.82
Er mix	467.71	2000.02	43.26
Er mix	1870.82	8000.00	173.05
Hm mix	123.68	500.00	22.36
Hm mix	494.72	2000.00	89.44
Hm mix	1978.88	8000.02	357.78
Clover mix	113.58	500.01	45.43
Clover mix	454.31	2000.01	181.72
Clover mix	1817.23	7999.99	726.89

Les litières, préalablement coupées en morceaux d'environ 1 cm, sont incorporées au sol de façon à obtenir trois quantités de C ($500\mu\text{g C g}^{-1}$ sol sec, $2000\mu\text{g C g}^{-1}$ sol sec et $8000\mu\text{g C g}^{-1}$ sol sec) et trois modalités de qualité de litière (Er mix, Hm mix et Clover mix) soit 9 combinaisons possibles de qualité et de quantité (Tab. 6.2). Quatre répliqués de sol sont réalisés pour chacune de ces neuf combinaisons et quatre répliqués de sol sont incubés en l'absence de litière pour constituer des témoins. Les litières sont mélangées manuellement au sol des différents échantillons et le sol des témoins est perturbé de façon similaire. Chaque échantillon est ensuite recouvert d'un film plastique pour limiter l'évaporation et percé de trous afin de permettre bonne aération. Les sols avec

de la litière et les témoins ont ensuite été placés (le 03/08/2003) en chambre de culture ventilée, à 15°C et à taux d'hygrométrie constant, pour une durée de 94 jours.

2.4. Mesures en fin d'expérience

2.4.1. Analyses du sol

Après 94 jours d'incubation, les teneurs en azote minéral (nitrates et ammonium), azote organique du sol, et azote organique de la biomasse microbienne ainsi que le taux d'activité globale de la biomasse microbienne sont mesurés pour chaque réplicat. Les échantillons de sol sont tamisés à 2 mm avant les différentes analyses.

2.4.2. Teneur en azote minéral du sol

Un échantillon de 10g de sol de chaque pot est mélangé à 50 mL d'une solution de chlorure de potassium et agité une heure afin d'extraire l'azote inorganique. Les teneurs en ammonium sont mesurées par spectrophotométrie à 625nm et les teneurs en nitrates sont mesurées par spectrophotométrie à 543 nm à l'aide d'une chaîne analytique automatique (Bran & Luebb) et sont ensuite sommées pour obtenir la teneur en azote minéral totale du sol (N_{\min}). Le sol ayant été homogénéisé en début d'expérience, la teneur finale en azote minéral du sol de chaque échantillon est utilisée comme un descripteur du taux de minéralisation nette des sols.

2.4.3. Biomasse N microbienne du sol

La teneur en azote organique du sol et la teneur en N de la biomasse microbienne sont mesurées par la technique de fumigation au chloroforme (Brookes *et al.*, 1985). A cet effet, deux échantillons de 10 g de sol sont prélevés dans chaque pot. Le premier échantillon de sol est placé 24h, dans une atmosphère saturée de chloroforme, en enceinte étanche, afin de lyser les cellules microbiennes et de libérer l'azote organique microbien dans le sol. L'azote organique contenu dans les échantillons fumigés et non fumigés est ensuite oxydé à l'aide d'une solution de persulfate de potassium, d'acide borique et de soude à 120°C (30 min). La teneur en azote totale ($N_{\text{tot}} = N_{\min} + N_{\text{mic}} + N_{\text{sol}}$) est alors mesurée par la méthode d'analyse de l'azote minéral décrite ci-avant. La teneur en azote organique totale est déduite en ôtant la quantité d'azote minérale connue ($N_{\text{mic}} + N_{\text{sol}} = N_{\text{tot}} - N_{\min}$). La quantité d'azote organique du sol correspond à la teneur en azote organique

Tableau 6.3.

Résultats des ANOVA testant les effets croisés de la quantité et de la qualité de la litière sur différents processus du sol. * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$

	Qualité	Quantité	Quantité x Qualité
MNN	18.82 ***	2.37	5.33 **
BMN	0.11	4.05 *	0.70
FDA	3.73 *	6.87 **	0.42
FDA/ BMN	0.69	0.80	0.12
MNN / BMN	1.25	4.73*	0.37
NOS	0.61	0.85	0.43

MNN : Minéralisation nette de l'azote ; BMN : biomasse microbienne N ; NOS : azote organique du sol. * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$

Tableau 6.4.

Corrélations (r, corrélation de Pearson) entre différents paramètres du sol et des litières mesurés durant l'expérience.

	C/N litière	C litière	N litière	MNN	BMN	FDA	NOS	MNN / BMN
C litière	0.000							
N litière	-0.424*	0.780***						
MNN	-0.554***	-0.229	0.291					
BMN	-0.190	0.483**	0.530**	-0.006				
FDA	-0.071	0.469**	0.519**	0.104	0.256			
NOS	-0.163	-0.219	-0.094	0.143	-0.446**	-0.088		
MNN / BMN	-0.194	-0.474**	-0.185	0.628***	-0.734***	-0.153	0.354*	
FDA/ BMN	0.107	-0.033	0.013	0.173	-0.603***	0.552***	0.175	0.589***

MNN : Minéralisation nette de l'azote ; BMN : biomasse microbienne N ; NOS : azote organique du sol. * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$

mesurée dans les sols non fumigés. La teneur en azote organique de la biomasse microbienne est déduite en soustrayant la quantité d'azote organique des échantillons non fumigés de celle des échantillons fumigés.

2.4.4. *Activité microbienne globale*

L'activité de la biomasse microbienne du sol est estimée à l'aide du test enzymatique d'hydrolyse de la FDA (Zelles *et al.*, 1991). Le FDA (3', 6' DiAcéthylFluorescéine) est hydrolysé dans les microorganismes (bactéries, champignons) en fluorescéine dont la quantité produite reflète une activité microbienne globale car de nombreuses enzymes sont responsables de cette hydrolyse (e.g. protéases, lipases, estérases). Ces enzymes sont présentes dans une très large gamme de décomposeurs primaires, champignons et bactéries (Schnürer et Rosswall, 1982) et ce test enzymatique a été utilisé par différents auteurs sur une large gamme d'échantillons de types de sols (Adam et Duncan, 2001; Green *et al.*, 2005).

Les tests enzymatiques sont réalisés avec 0,5 g de sol frais et 200 μ L de solution de FDA en présence d'une solution tampon stérile de phosphate (pH 7.8 ; 19.5 mL) pour chaque échantillon. Un témoin est réalisé pour chaque échantillon sans solution de FDA. Tous les échantillons sont ensuite mis à agiter à 20°C, une température inférieure à la température optimum des enzymes mais plus proche des conditions *in natura* (Taylor *et al.*, 2002). La réaction est stoppée par addition d'acétone au bout de 45 minutes. La quantité de FDA dégradée en fluorescéine est alors mesurée par spectrophotométrie à 490 nm et l'activité globale des microorganismes est exprimée en μ g de FDA dégradé $\text{h}^{-1} \text{g}^{-1} \text{sol}$.

2.5. Analyses statistiques

L'effet des variations de quantité de C apportées par la litière et de la qualité de la litière (C/N) sur la teneur en azote minéral du sol, la quantité d'azote organique de la biomasse microbienne, l'activité globale des microorganismes du sol et l'azote organique du sol ont été testés par des ANOVAs. La valeur du témoin de sol sans litière est ôtée des résultats présentés sur les graphiques. Le cas échéant, les comparaisons deux à deux ont été réalisées par le test post-hoc de Fisher. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel MINITAB 13.31. La conformité des jeux de données aux contraintes des tests paramétriques a été vérifiée avant leur analyse.

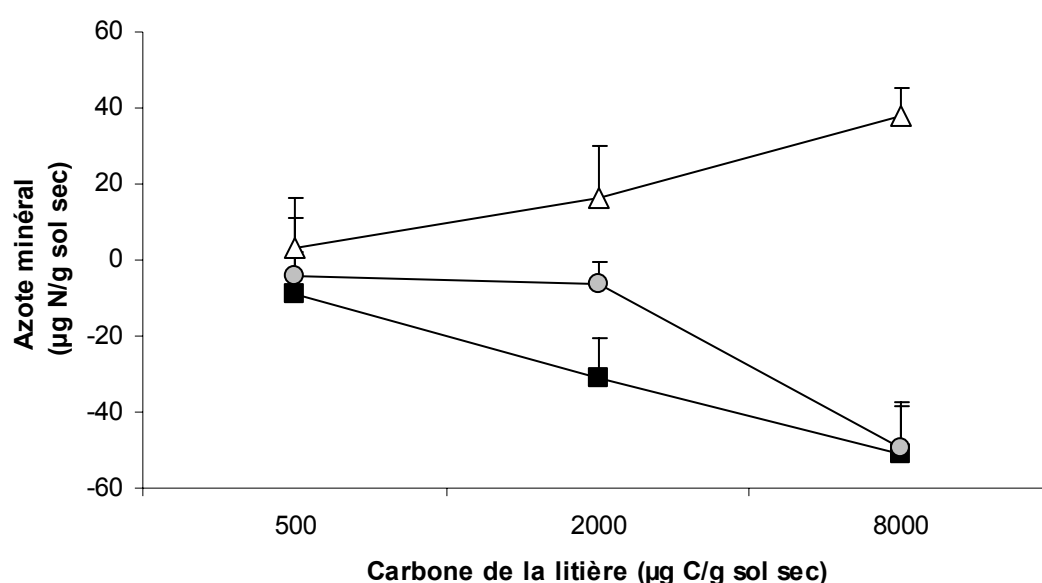


Figure 6.1A. Teneur en azote minéral du sol ($\mu\text{g N g}^{-1}$ sol sec \pm ES) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C.g}^{-1}$ sol sec). Carrés : Er mix (C/N 46), ronds : Hm mix (C/N 22), triangles : clover mix (C/N 11). La valeur du témoin est ôtée des moyennes représentées.

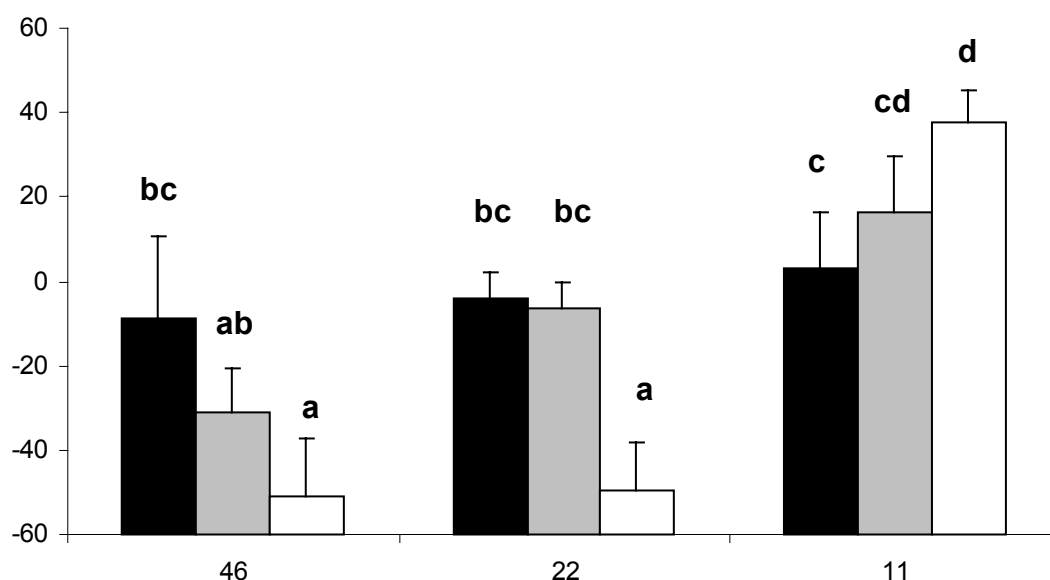


Figure 6.1B. Variations des teneur en azote minéral du sol ($\mu\text{g N g}^{-1}$ sol sec \pm ES) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C g}^{-1}$ sol sec) et de la qualité des litières. Noir : 500, gris : 2000, blanc : 8000. La valeur du témoin est ôtée des moyennes représentées. Les lettres différentes indiquent l'absence de différences entre les traitements (test post-hoc de Fisher).

3. RESULTATS

3.1. Teneurs du sol en azote minéral

Entre le début et la fin de la période d'incubation, la quantité d'azote minéral du sol a augmenté pour tous les traitements y compris le témoin dont la teneur en azote minéral s'élevait en fin d'expérience à $161.90 \pm 17.53 \mu\text{g}$ d'azote par g de sol sec. La quantité d'azote minéral varie fortement en fonction de la qualité de la litière considérée ($110,9$ à $199,7 \mu\text{g N g}^{-1}$ sol) avec en outre une interaction significative de la quantité et de la qualité de litière apportée sur la minéralisation de l'azote (Tab. 6.3). Quelle que soit la quantité de carbone apportée par la litière, la minéralisation nette de l'azote est nettement stimulée par l'augmentation de la qualité de la litière. La quantité d'azote minéral mesurée en fin d'incubation dans le sol augmente avec la qualité de la litière. On observe que la production nette d'azote minéral dans le cas des litières végétales de ratio C/N 46 et 22 est inférieure à celle du témoin. Au contraire, le taux de minéralisation net avec des apports de litière de C/N 11 est supérieur à celui du témoin (Fig. 6.1A).

La quantité d'azote minéral finale des sols n'est corrélée ni à la quantité de C (Pearson -0.229 , $p=0.180$) ni à la quantité d'azote (Pearson 0.291 , $p=0.085$) contenues initialement dans les litières (Tab.4). On observe que l'augmentation de la quantité de litière incorporée au sol conduit à des effets opposés sur la teneur finale en azote minéral du sol en fonction la qualité du matériel végétal (Tab. 6.3). Dans le cas des litières végétales de faible qualité, de ratio C/N 46 et 22, l'augmentation des apports de litières conduit à une diminution significative de la teneur en azote minéral du sol (Fig. 6.1B). En revanche, dans le cas de la litière de bonne qualité biochimique, de C/N 11, la teneur en azote minéral augmente significativement avec les quantités apportées (Fig. 6.1B)

En conséquence, plus la quantité de litière apportée est importante, plus l'écart de teneur en azote minéral du sol après incubation augmente entre les litières de différentes qualités. Avec un apport de carbone de $500 \mu\text{g.g}^{-1}$ de sol sec, la quantité d'azote minéral dans le sol après incubation varie non significativement entre 153.1 (C/N = 46) à $164.8 \mu\text{g N.g}^{-1}$ sol sec (C/N = 11) selon la qualité de la litière (Fig. 6.1B). Par contraste, avec un apport de carbone de $8000 \mu\text{g.g}^{-1}$ sol sec, la quantité d'azote minéral varie significativement entre 111.0 à $199.7 \mu\text{g d'N/g}$ sol sec (Fig. 6.1B).

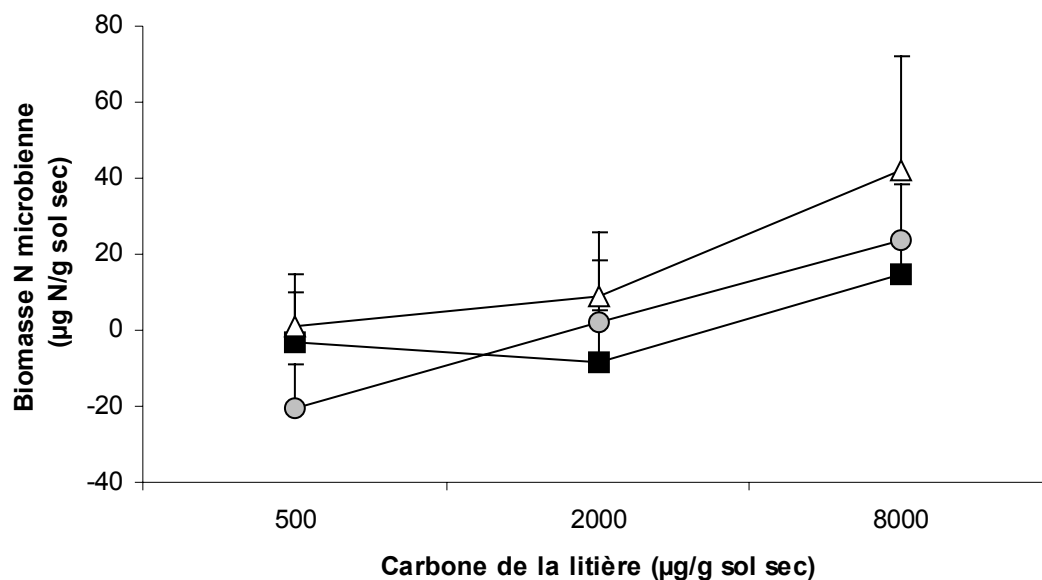


Figure 6.2. Biomasse N microbienne ($\mu\text{g N.g}^{-1}$ sol sec \pm ES) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C.g}^{-1}$ sol sec). Carrés : Er mix, ronds : Hm mix, triangles : clover mix. La valeur du témoin est ôtée des moyennes représentées.

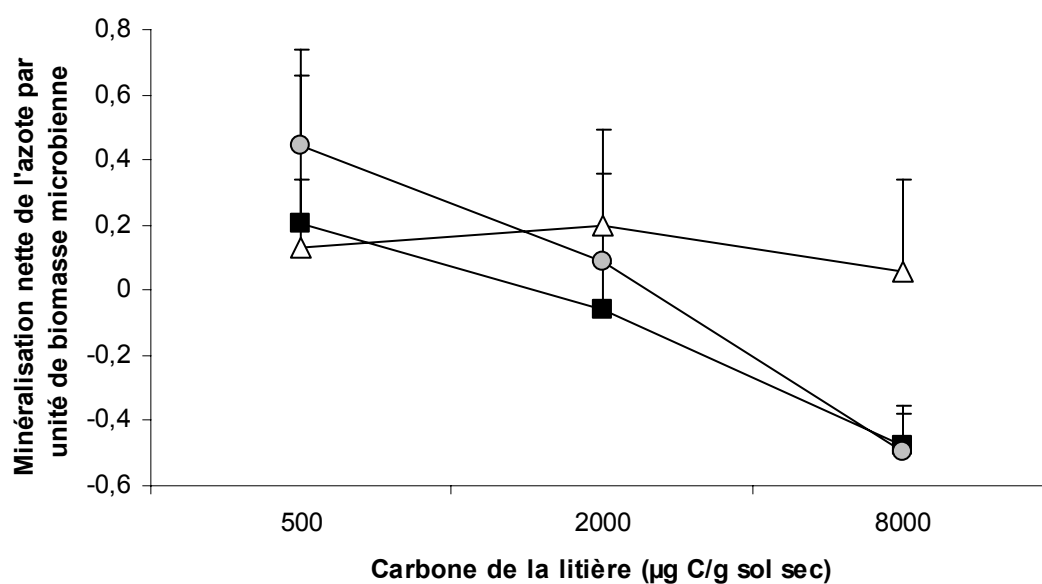


Figure 6.3. Taux de minéralisation nette de l'azote par unité de biomasse microbienne N (\pm ES) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C.g}^{-1}$ sol sec). Carrés : Er mix, ronds : Hm mix, triangles : clover mix. La valeur du témoin est ôtée des moyennes représentées.

3.2. Biomasse microbienne N

La quantité d'azote organique contenue dans la biomasse microbienne des sols sans litière est en fin d'expérience de $118,76 \pm 19,0 \mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol}$ et varie de 92,9 à $155,8 \mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol}$ dans les sols avec litières. La quantité d'azote organique contenue dans la biomasse microbienne augmente significativement avec la quantité de litière incorporée (Fig. 6.2). En revanche, l'effet du C/N des litières sur la quantité d'azote contenue dans la biomasse microbienne est non significatif (Tab. 6.3). La biomasse d'azote microbien est corrélée positivement aux quantités d'azote et de carbone de la litière (Tab. 6.4). Les variations de biomasse microbienne ne présentent pas de corrélation significative avec la teneur en azote minéral du sol en fin d'expérience (Tab. 6.4). L'augmentation des apports de litières de faible qualité (C/N 22 et 46) correspondent à une forte biomasse microbienne et une faible teneur en azote minéral du sol. Au contraire, l'augmentation des apports de litières de bonne qualité (C/N 11) conduit à une forte biomasse microbienne et une forte teneur en azote minéral du sol.

Nous observons que la production nette d'azote minéral par unité de biomasse microbienne diminue fortement quand la quantité de litière incorporée est augmentée dans le cas des litières de C/N 22 et 46 alors que dans le cas de la litière de C/N 11, ce taux tend à rester constant quelle que soit la quantité de litière incorporée (Fig. 6.3).

3.3. Activité microbienne globale

L'activité microbienne globale, mesurée par le taux de dégradation du FDA, est en fin d'expérience de $465,35 \pm 78,67 \mu\text{g de FDA dégradé h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ sol}$, dans les sols sans litière et varie de 395,72 à 644,47 ($\mu\text{g de FDA dégradé h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ sol}$, dans les sols avec litières. L'activité microbienne globale du sol répond nettement aux variations de quantité et de qualité des apports de litières, sans interaction significative entre ces deux paramètres (Tab. 6.3). L'augmentation de la quantité de C contenu dans la litière stimule l'activité microbienne des sols et cette augmentation est plus importante avec la litière de C/N 11 (Fig. 6.4).

Rapportée par unité de biomasse microbienne, l'activité microbienne globale apparaît relativement constante dans la gamme de quantité et de qualité de litière végétale étudiée (Tab. 6.3; Fig. 6.5). Il est donc probable que les variations d'activité microbienne globale soient principalement le résultat des variations de la biomasse microbienne.

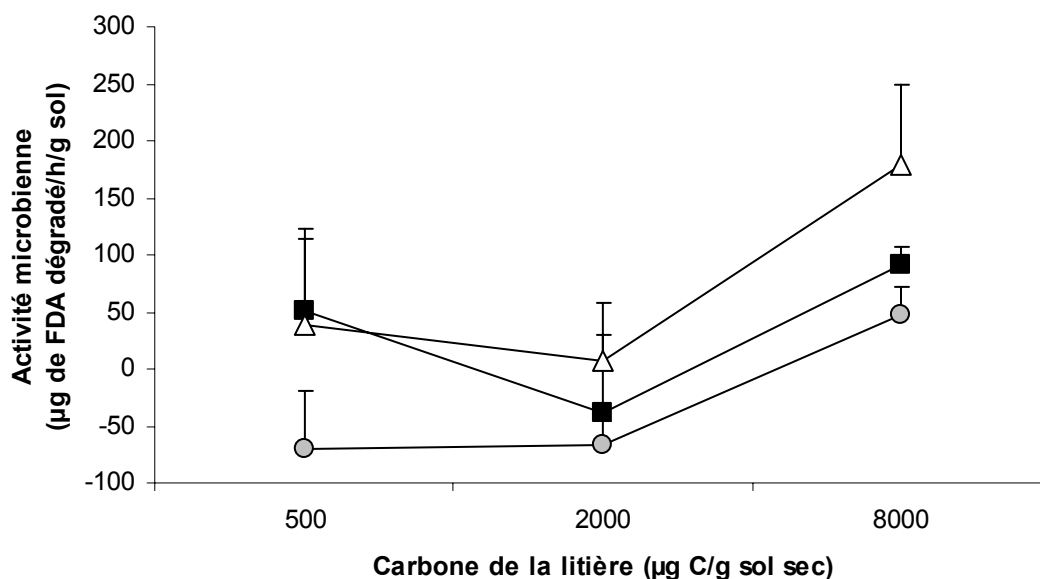


Figure 6.4. Activité microbienne globale (μg de FDA dégradé. $\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ sol \pm ES) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C.g}^{-1}$ sol sec). Carrés : Er mix, ronds : Hm mix, triangles : clover mix. La valeur du témoin est ôtée des moyennes représentées.

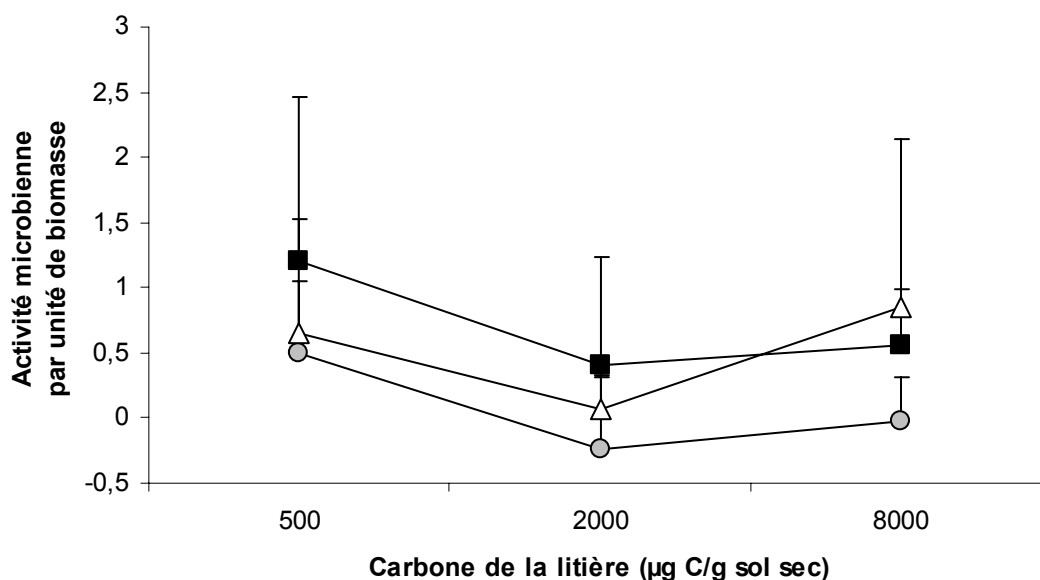


Figure 6.5. Taux d'activité microbienne globale par unité de biomasse microbienne N (\pm ES) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C.g}^{-1}$ sol sec). Carrés : Er mix, ronds : Hm mix, triangles : clover mix. La valeur du témoin est ôtée des moyennes représentées.

3.4. Azote organique du sol

La quantité d'azote organique du sol (en dehors de la biomasse microbienne) est légèrement supérieure dans les sols incubés avec de la litière que dans les sols sans litière et tend à diminuer légèrement quand la quantité des apports de litière augmente mais cette variation n'est pas significative (Tab. 6.3). Ce stock d'azote organique est d'un ordre de grandeur ($33,4$ à $19,0 \mu\text{g N g}^{-1}$ sol) inférieur à celui des stocks d'azote organique de la biomasse microbienne ($92,9$ à $155,8 \mu\text{g N g}^{-1}$ sol) et d'azote minéral du sol ($110,9$ à $199,7 \mu\text{g N g}^{-1}$ sol) (Fig. 6.6).

4. DISCUSSION

La stimulation par les herbivores du taux de minéralisation nette de l'azote que l'on observe dans le Marais Poitevin (Chapitres II et III) peut provenir d'une stimulation de l'activité microbienne des sols (Guitian et Bardgett, 2000; Hamilton et Frank, 2001) ou d'une diminution du potentiel d'immobilisation de l'azote par les microorganismes du sol (Holland et Detling, 1990; Craine *et al.*, 1999; Stark et Grellmann, 2002). Ce dernier effet de l'herbivorie sur le cycle de l'azote peut s'expliquer par une modification de la qualité de la litière végétale ainsi que par la réduction de la quantité de substrat disponible pour la croissance microbienne suite à l'herbivorie. Le pâturage est susceptible d'avoir un impact à la fois sur la qualité et la quantité de la production végétale (Chapitre III). Dans ce chapitre, nous avons recherché si des variations de quantité de litière pouvait conduire à des variations de la biomasse et de l'activité microbiennes des sols et de quelle façon la quantité et la qualité de la litière influençaient ces différents processus microbiens.

4.1. Biomasse microbienne

La biomasse microbienne du sol s'est nettement accrue en relation avec l'augmentation de la quantité de carbone contenue dans les litières incorporées tandis que la qualité des litières n'a pas affecté la croissance microbienne. Quelle que soit la teneur en azote relative à la teneur en carbone des différentes litières, seule la quantité totale de carbone apportée par la litière influence la biomasse microbienne du sol. La croissance de la biomasse microbienne apparaît par conséquent limitée ici par la quantité de carbone comme dans de nombreux écosystèmes (Hodge *et al.*, 2000) et ce, sans l'apparition de phénomène de co-limitation avec l'azote. Ces résultats sont cohérents avec les travaux de Hatch *et al.* (2000) qui ont montré dans des prairies permanentes que la disponibilité en

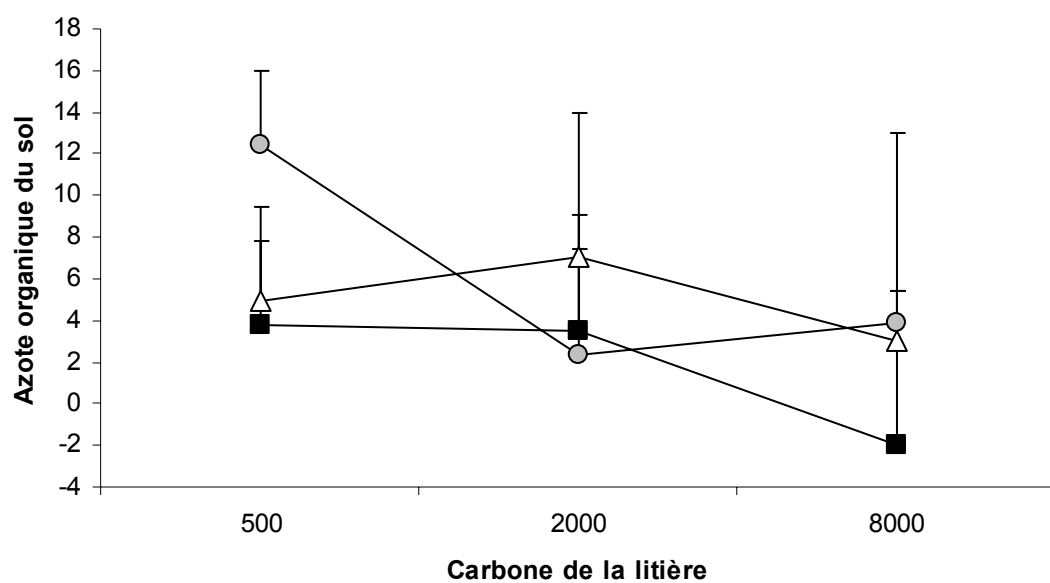


Figure 6.6. Teneur en azote organique du sol ($\mu\text{g N g}^{-1}$ sol sec \pm ES) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C g}^{-1}$ sol sec). Carrés : Er mix (C/N 46), ronds : Hm mix (C/N 22), triangles : clover mix (C/N 11). La valeur du témoin est ôtée des moyennes représentées.

carbone dans le sol était le facteur limitant principal de la croissance microbienne même pour des sols à forte teneur en matière organique comme c'est le cas du sol utilisé dans cette étude.

En conséquence, la quantité de biomasse végétale, qui détermine en grande partie le pool de carbone du sol, apparaît pouvoir réguler la biomasse microbienne des sols (Zak *et al.*, 1994; Tracy et Frank, 1998). Ces résultats convergents conduisent à proposer que les herbivores régulent la biomasse microbienne du sol à travers leur influence sur la quantité de litière au sol. Comme l'activité de pâturage des herbivores peut varier en intensité au sein d'un écosystème (Huntly, 1991), il peut être attendu que le pâturage conduise à des variations spatiales de la biomasse microbienne du sol au sein de la prairie. Dans cette optique, nous suggérons que les zones de végétation intensément pâturées avec des apports faibles de litière soutiennent une faible biomasse microbienne par rapport aux zones de végétation plus faiblement pâturées où les apports de litières sont importants.

4.2. Taux de minéralisation de l'azote

Les conséquences des variations de flux de carbone vers le sol et de biomasse microbienne du sol sur la quantité d'azote minéral apparaissent contrastées en fonction de la qualité de la litière végétale. De façon générale, les apports de litière stimulent la biomasse microbienne des sols. Selon la qualité des litières végétales, cette augmentation de biomasse peut être accompagnée soit d'une stimulation soit d'une diminution du taux de minéralisation nette de l'azote du sol.

La qualité du matériel végétal pourrait être le paramètre décisif pour comprendre les prédictions opposées disponibles dans la littérature. En effet, certains modèles prédisent qu'une augmentation de biomasse et d'activité microbiennes, suite à une augmentation de la disponibilité du C, peut conduire à une augmentation de la quantité d'azote minéral disponible pour les plantes (Zak *et al.*, 1993) tandis que d'autres modèles supposent au contraire qu'une augmentation de biomasse microbienne pourrait entraîner une diminution de cette quantité d'azote minéral (Diaz *et al.*, 1993).

Notre étude montre que l'activité des microorganismes du sol est effectivement significativement stimulée par l'augmentation de la qualité et également par l'augmentation de la quantité de litière végétale incorporées aux sols. Les apports de carbone et d'azote organiques apparaissent stimuler l'activité microbienne et la minéralisation brute de l'azote ainsi que cela a été montré dans le cas de sols de prairies pâturées (Zaman *et al.*, 1999a; Zaman *et al.*, 1999b; Mishra *et al.*, 2005). Dans ce travail, il apparaît que les apports croissants de litière de bonne qualité (C/N 11)

stimulent nettement le taux de minéralisation nette de l'azote de ce sol à travers une stimulation de l'activité microbienne des sols.

De nombreuses études ont démontré que cet effet positif de la qualité des litières végétales sur le processus de minéralisation nette de l'azote pouvait s'expliquer par une décomposition plus rapide (Henriksen et Breland, 1999; Sariyildiz et Anderson, 2003) ce qui favorise une plus forte activité microbienne ainsi que la libération de nutriments dans le sol (Bending *et al.*, 1998). Par conséquent, ces résultats obtenus avec la litière de meilleure qualité chimique (C/N 11) soutiennent l'hypothèse que l'accumulation de litière peut stimuler la minéralisation nette de l'azote (Berendse *et al.*, 1994; Berendse, 1999; Van Wijnen *et al.*, 1999). En revanche, nous obtenons des résultats inverses lorsque le C/N des litières végétales est plus élevé.

Les apports de litière de plus faible qualité inhibent la minéralisation nette de l'azote par rapport au témoin dans notre étude et cette diminution est d'autant plus forte que les apports de litière sont importants. Contrairement à ce qui a été observé par Finzi et Canham (1998) et Scott et Binkley (1997), aucun phénomène d'inhibition de l'activité microbienne par les apports de litières de faible qualité n'a été observé dans ce travail. Les variations de l'activité microbienne et de la minéralisation brute ne peuvent donc expliquer l'ensemble des variations observées de la minéralisation nette (Hart *et al.*, 1994). Nous suggérons que les apports de litière de C/N 22 et 46 ont augmenté l'immobilisation microbienne de l'azote du sol (Jonasson *et al.*, 1999) de façon beaucoup plus importante que la litière de C/N 11.

Ledgard *et al.* (1998) ont ainsi montré dans une prairie pérenne que les variations du taux d'immobilisation brute étaient le facteur principal expliquant les variations de flux nets d'azote. Dans notre étude expérimentale, nous observons également que la quantité d'azote contenue dans la biomasse microbienne du sol augmente avec les apports de carbone de la litière. La quantité de carbone disponible détermine donc le potentiel d'immobilisation de l'azote par les microorganismes du sol (Schimel *et al.*, 1985; Zak *et al.*, 1994; Barrett et Burke, 2000). en d'autres termes, la quantité de C disponible détermine l'importance de la biomasse microbienne et par conséquent les besoins relatifs de cette biomasse en azote. Les quantités de C apportées par les litières de C/N 22 et 46 ont généré de forts besoins en azote qui ne sont pas satisfaits par les apports d'azote de la litière. Dans ce cas, les microorganismes ont besoin de prélever de l'azote minéral supplémentaire (Kaye et Hart, 1997; Hodge *et al.*, 2000) aux dépens éventuellement de la quantité d'azote minéral disponible pour les plantes, d'où une diminution du taux de minéralisation nette de l'azote.

5. CONCLUSION

En conditions contrôlées et pour un même type de sol, les apports croissants de litière ont conduit soit à une stimulation soit à une diminution du taux de minéralisation nette de l'azote du sol en fonction de la qualité des litières végétales. Dans la gamme de qualité de litière testée, les apports croissants de litière ont stimulé la biomasse microbienne et l'activité microbienne des sols quel que soit le type de litière. En conséquence, la diminution constatée du taux de minéralisation nette de l'azote avec les apports croissants de litières de faible qualité chimique découle d'une immobilisation accrue de l'azote minéral par les microorganismes du sol lorsque le C/N des litières végétales est supérieur ou égal à 22. (Tracy et Frank, 1998; Hodge *et al.*, 2000). Ces variations de la minéralisation nette dépendent du ratio C/N du substrat qui détermine l'importance relative de la minéralisation brute et de l'immobilisation brute de l'azote (Nicolardot *et al.*, 2001; Bolger *et al.*, 2003) et des valeurs de C/N de 20-30 sont communément reportées comme valeur seuil (Kaye et Hart, 1997; Hodge *et al.*, 2000). Les microorganismes du sol peuvent donc agir aussi bien comme une source ou un puits d'azote et les flux nets d'azote dépendent donc de la balance entre la minéralisation brute et l'immobilisation brute de l'azote par ces microorganismes

Notre étude a permis de montrer que des variations de quantité et de qualité de litières végétales telles que peuvent en générer des variations d'intensité du pâturage pouvaient effectivement conduire à observer aussi bien une stimulation ou une diminution du taux de minéralisation nette de l'azote du sol selon les cas. Dans la prairie pâturée d'où provient le sol étudié, la majorité des communautés végétales présente une qualité chimique située entre 46 et 22 de C/N. Les résultats de cette étude soutiennent donc l'hypothèse selon laquelle la réduction de biomasse végétale, proportionnelle à l'intensité du pâturage, entraîne une stimulation du taux de minéralisation de l'azote du sol. Ces résultats permettent d'envisager l'existence d'un feedback négatif entre la production primaire et le taux de minéralisation de l'azote en prairie dû à une relation positive entre production primaire et taux d'immobilisation microbien de l'azote.

Ainsi des variations de taux de minéralisation nette au sein d'une prairie pâturée peuvent être provoquées par les variations de la quantité de litière au sol. Ce résultat paraît particulièrement important dans le cas de prairies où les variations spatiales de l'intensité du pâturage créent des variations importantes de production végétale au sein du système.

CHAPITRE V :

INFLUENCE DE LA COMPOSITION SPECIFIQUE ET DE LA FREQUENCE DE DEFOLIATION SUR LA REPONSE FONCTIONNELLE DE LA VEGETATION

CHAPITRE V :

INFLUENCE DE LA COMPOSITION SPECIFIQUE ET DE LA FREQUENCE DE DEFOLIATION SUR LA REPONSE FONCTIONNELLE DE LA VEGETATION

RESUME

Le pâturage peut modifier la production primaire et la qualité de la végétation à la fois par un impact à long terme sur la composition floristique de la végétation ainsi qu'en entraînant une réponse des plantes à la défoliation. Ces deux effets, à long et court terme, du pâturage sont susceptibles d'être modulés par l'intensité du pâturage mais peuvent également interagir. En effet selon que le pâturage favorise ou non à long terme une végétation tolérante au pâturage, l'impact de la défoliation sur les fonctions de la végétation peut varier radicalement. Cette interaction apparaît importante pour la compréhension de l'impact d'un gradient de pâturage sur les fonctions de la végétation d'un écosystème.

L'objectif de cette étude est de déterminer l'influence de la composition floristique de la végétation et de l'intensité du pâturage sur la production primaire et la qualité de la végétation. Nous avons sélectionné, au sein de deux communautés végétales distinctes (mésophile et méso-hygrophile) d'une prairie humide, des patchs de végétation issus d'intensité de pâturage nulle, faible ou forte. Ces patchs ont ensuite été soumis à différentes fréquences expérimentales de coupe.

Pour l'ensemble des patchs de végétation testés, la défoliation a conduit à une stimulation du taux de croissance de la végétation et cette stimulation a été la plus forte pour la fréquence de coupe faible. La défoliation a conduit également à une faible augmentation de la qualité de la végétation. L'impact de la fréquence de coupe sur la production primaire de ces différents patchs est apparu cependant différent selon l'histoire de pâturage des patchs et selon le type de communauté végétale. Au sein de la communauté mésophile, la fréquence croissante de coupe a conduit à une diminution de production primaire et cet impact négatif de la coupe a été très atténué dans les patchs issus d'intensités fortes de pâturage comparés aux autres. Au sein de la communauté méso-hygrophile, nous avons observé que la fréquence faible de coupe stimulait

significativement la production primaire des patchs. La production primaire des patchs méso-hygrophiles issus d'intensités fortes de pâturage était néanmoins la plus faible. Ces résultats montrent que les deux communautés végétales de la prairie développent des types de réponse au pâturage différentes. Nous suggérons que le pâturage a favorisé des espèces tolérantes dans la communauté mésophile tandis que des espèces à stratégie d'évitement du pâturage sont favorisées dans la communauté méso-hygrophile. Ces deux types de réponse conduisent, au sein de la même prairie, à un impact plus important du gradient de pâturage sur la production primaire de la communauté méso-hygrophile que de la communauté mésophile.

1. INTRODUCTION

Il existe actuellement en écologie une volonté de lier les études d'écologie des communautés, centrée sur la dynamique des populations et la diversité spécifique, et l'écologie des écosystèmes, qui mesure les flux de matière et d'énergie et se concentre sur le fonctionnement global de l'écosystème (Jones et Lawton, 1995; Loreau, 2000; Kinzig *et al.*, 2001; Loreau *et al.*, 2002). Cette approche semble particulièrement pertinente dans le cas des études sur l'impact du pâturage sur le fonctionnement de l'écosystème. En effet les herbivores influencent la qualité et la quantité de la production végétale des communautés végétales par des effets directs sur les plantes ainsi que par des effets indirects sur la composition spécifique des communautés (Bakker *et al.*, 2004). L'intensité de pâturage est un facteur déterminant pour ces deux paramètres.

Cette interaction entre effets directs et indirects du pâturage sur la végétation peut conduire à des scénarios différents en terme de processus fonctionnels tels que la production primaire et les cycles des nutriments (Ritchie *et al.*, 1998). L'effet direct de la défoliation, consécutive au prélèvement de biomasse par les herbivores, peut conduire à une augmentation de la teneur en azote des individus défoliés en induisant une dynamique de repousse de tissus jeunes (McNaughton, 1985) ainsi qu'en augmentant la disponibilité de l'azote pour les plantes (Polley et Detling, 1989; Milchunas *et al.*, 1995). L'impact de la défoliation sur la dynamique de croissance des plantes est plus controversé. Différentes études ont montré que la défoliation conduisait à une diminution de la biomasse végétale finale (Belsky, 1986; Painter et Belsky, 1993). Cependant cet effet négatif de la défoliation est généralement moins important que celui attendu proportionnellement à la biomasse enlevée car les plantes défoliées sont susceptibles de compenser une partie des tissus perdus par une croissance accrue (Ferraro et Oesterheld, 2002). L'intensité de cette réponse compensatoire des plantes à la défoliation peut dépendre de l'intensité de la défoliation et il a notamment été proposé que la compensation puisse être maximale pour une intensité intermédiaire de défoliation (Dyer *et al.*, 1993; de Mazancourt *et al.*, 1998). La réponse fonctionnelle des plantes peut varier en fonction des espèces végétales, et notamment en fonction de leur niveau de tolérance au pâturage (Guitian et Bardgett, 2000). A l'échelle d'une communauté végétale, on peut s'attendre à ce que l'impact de la défoliation sur la production primaire soit par conséquent déterminé par l'abondance des plantes tolérantes au pâturage.

A long terme, le pâturage influence la composition spécifique des communautés. Par conséquent, cet effet à long terme peut modifier l'impact direct de la défoliation selon que le pâturage favorise des espèces tolérantes ou non au pâturage (del-Val et Crawley, 2005a). Cette proportion d'espèces adaptées à la tolérance ou l'évitement du pâturage est susceptible d'être liée à l'intensité du pâturage à laquelle est soumise la végétation (Milchunas et Lauenroth, 1993). De la même façon, la qualité de la végétation peut être améliorée ou diminuée selon que le pâturage favorise des espèces tolérantes à forte teneur en azote ou au contraire des espèces peu appétantes à faible teneur en azote (Pastor *et al.*, 1993; Ritchie *et al.*, 1998; Olofsson et Oksanen, 2002; Semmartin *et al.*, 2004). La réponse fonctionnelle de la végétation à la défoliation (i.e. en terme de qualité et de quantité de production de biomasse végétale) est donc susceptible d'être déterminée par une interaction entre l'effet de l'intensité du pâturage sur la réponse des plantes à la défoliation à court terme et l'effet à long terme via le changement de composition spécifique.

Dans cette étude nous souhaitons analyser de quelle façon la composition spécifique d'une communauté végétale et l'intensité du pâturage déterminent la production végétale et la qualité de la végétation. Cette étude se situe dans une prairie humide de la côte atlantique de l'ouest de la France, pâturée depuis le Moyen-Age. La végétation de cette prairie est composée de trois communautés végétales distinctes soumises à des variations spatiales d'intensité de pâturage. Ces variations spatiales de l'intensité du pâturage ont conduit à la création d'un patron spatial de végétation en mosaïque de patchs au sein de chaque communauté (Loucougaray *et al.*, 2004). Nous avons sélectionné deux communautés végétales de compositions floristiques distinctes et, au sein de chacune de ces deux communautés, des patchs de végétation issus d'intensité de pâturage nulle, faible et forte. Cet échantillonnage nous permet de distinguer les variations de composition liées au type de communauté végétale de celles liées à l'histoire de pâturage des patchs. Nous avons ensuite soumis chacun de ces patchs de végétation à différentes fréquences de coupe et mesuré la production primaire ainsi que la qualité de la végétation de ces patchs.

Nous désirons tester deux hypothèses concernant l'interaction entre les effets à court et long terme du pâturage sur les fonctions de la végétation. La première hypothèse est que l'effet à long terme du pâturage contribue à favoriser l'abondance d'espèces végétales tolérantes à la défoliation. Dans ce cas, nous nous attendons à ce que les fonctions de la végétation soient moins affectées par la défoliation dans les patchs issus d'une forte intensité de pâturage que dans les autres. La seconde hypothèse est que, à l'inverse, le pâturage ne favorise pas une végétation tolérante au pâturage, et en conséquence, que les fonctions de la végétation ne sont pas moins

affectées par la défoliation dans les patchs issus d'une forte intensité de pâturage. En comparant deux communautés végétales distinctes, nous souhaitons vérifier si l'on peut tirer des conclusions générales quant à l'impact du pâturage sur les fonctions de la végétation au sein de l'écosystème prairial.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Site d'étude

Cette étude a été menée dans une prairie humide permanente du Marais Poitevin (46° 28'N ; 1° 13'W). Cette prairie est pâturée depuis approximativement dix siècles par des troupeaux de bovins et d'équins sur une période allant de avril à décembre environ chaque année. Le sol de cette prairie est caractérisé par une texture très argileuse et un caractère hydromorphe (Amiaud *et al.*, 1998). Cette prairie est caractérisée par un gradient topographique constitué de dépressions, de replats et de pentes intermédiaires avec une amplitude de dénivelé ne dépassant pas 70 cm. Les replats présentent une communauté végétale mésophile (M) caractérisée par des graminées et des graminéoïdes telles que *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Elymus repens* et *Carex divisa*. Les pentes présentent une communauté végétale méso-hygrophile (Mh) et une salinité résiduelle du sol (Amiaud *et al.*, 1998) et sont caractérisées par des espèces végétales sub-halophiles telles que *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus* et *Parapholis strigosa* (Bouzellé et Tournade, 1994). Les dépressions, qui sont inondées de 4 à six mois durant l'hiver, présentent une communauté végétale hygrophile (H) avec des espèces végétales tolérantes à l'inondation telles que *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans* et *Eleocharis palustre*.

Cette étude a été réalisée au sein d'un dispositif expérimental mis en place en 1995 sur la prairie communale des Magnils-Reignier pour réaliser un suivi de la dynamique de la végétation selon différentes modalités de pâturage. Ce dispositif est constitué de dix enclos de 1 à 2 ha dont la nature et le chargement de bétail est maintenu depuis 1995, et d'un exclos. Dans chaque enclos, la surface couverte par chaque communauté végétale est approximativement de 50% pour le M, 35% pour le H et 15% pour le Mh. La végétation de chaque communauté végétale présente une structure en mosaïque de patchs issus d'intensité différentes et de récurrentes pâturage. Différents patchs de composition floristiques distinctes ont pu être distingués (Loucougaray,

2003; Loucougaray *et al.*, 2004). Chaque patch couvre de 10m² à plusieurs centaines de m² et sont présent de façon répétitive et spatialement stable (depuis 1998, Obs. pers.) dans chaque enclos.

Cette étude a été réalisée en 2004 au sein de l'exclos et deux enclos de 1ha chacun. Ces derniers sont pâturés chaque année par deux génisses (soit un chargement constant de 1,2 UGB/ha environ ou 852 kg/ha) annuellement de avril à novembre.

2.2. Echantillonnage de la végétation

Cette étude porte sur deux des trois communautés végétales : la communauté mésophile de replats et la communauté méso-hygrophile (subhalophile) de pentes. Pour chacune de ces deux communautés, trois patches de végétation ont été sélectionnés (Tab. 7.1) : 1/ un patch de végétation non pâturé, 2/ un patch de végétation haute, faiblement pâturée et 3/ un patch de végétation basse, intensément pâturée. Nous avons choisi quatre réplicats pour chacun de ces six patches soit 24 patches. Les patches non pâturés mésophiles et méso-hygrophiles ont été échantillonnés dans l'exclos tandis que les patches pâturés (faiblement et intensément) ont été échantillonnés pour moitié dans chacun des deux enclos pâturés par des bovins. Les patches sélectionnés ont été protégés du pâturage dès avril, et ce pour la durée de la saison de pâturage 2004.

Tableau 7.1.

Principales caractéristiques des patches de végétation échantillonnés

Histoire de pâturage	Mésophile				Méso-Hygrophile			
	Patch	Hauteur \pm ES	S \pm ES	H' \pm ES	Patch	Hauteur \pm ES	S \pm ES	H' \pm ES
Non pâturé	M0 (Mab)	49,11 \pm 0,50 a	3,50 \pm 0,66 a	0,47 \pm 0,10 a	Mh0 (Mhab)	38,28 \pm 3,50 a	4,75 \pm 0,88 a	0,78 \pm 0,08 a
Faible	M1 (Mhaut)	34,09 \pm 1,84 b	6,92 \pm 0,53 b	1,88 \pm 0,10 b	Mh1 (Mhjbo)	22,88 \pm 1,26 b	7,42 \pm 0,95 a	1,54 \pm 0,12 b
Forte	M2 (Mbasbo)	16,39 \pm 3,15 c	7,50 \pm 0,60 b	1,80 \pm 0,09 b	Mh2 (MhPcHm)	10,16 \pm 0,61 c	7,25 \pm 1,18 a	2,26 \pm 0,17 c

Hauteur (cm), richesse spécifique (S, 25x25 cm²) et indice de Shannon de diversité spécifique (H') mesurés en mai 2004 au début de l'expérience. Au sein de chaque communauté, les lettres identiques indiquent l'absence de différences significatives dans chaque colonne (test post-hoc de Fisher).

2.3. Protocole expérimental

La réponse de la végétation à la défoliation a été étudiée expérimentalement pendant 60 jours, de début mai 2004 à fin juin 2004. Nous avons procédé à trois traitements de défoliation: 1/ aucune défoliation (T), 2/ une défoliation à 6 cm tous les mois (C1), soit deux défoliations et

une récolte finale (t_0 , t_{+30j} , t_{+60j}) et 3/ une défoliation à 6 cm tous les 15 jours (C2), soit quatre défoliations et une récolte finale (t_0 , t_{+15j} , t_{+30j} , t_{+45j} , t_{+60j} , et t_{+60j}). La hauteur de coupe a été choisie de façon à se rapprocher de la défoliation exercée par les bovins. Au sein de chaque patch, 9 carrés de 25 x 25 cm² ont été délimités et assignés aléatoirement à un des trois traitements d'intensité de défoliation. Le pourtour de chacun de ces carrés est maintenu ras pour limiter au maximum toute interaction compétitive entre la végétation défoliée et la végétation de la bordure.

2.4. Mesures de la végétation

2.4.1. Biomasse végétale aérienne

Au début de l'expérience, la biomasse initiale totale de la végétation est obtenue en effectuant une coupe de végétation à ras du sol. La biomasse initiale supérieure à 6 cm est récoltée lors de la défoliation initiale des placettes défoliées. La biomasse initiale de végétation (t_0) comprise entre 0 et 6 cm peut ensuite être déduite par la différence de ces deux biomasses. La production primaire aérienne de la végétation non défoliée est obtenue en faisant la différence de la biomasse récoltée à t_{+60j} avec la biomasse initiale totale à t_0 . La production primaire aérienne de la végétation défoliée est obtenue en faisant la somme des différentes récoltes de biomasses correspondant à chaque épisode de défoliation à l'exclusion de t_0 . Le taux de croissance relatif (RGR) de la végétation est calculée comme la production rapportée à la biomasse initiale. Les récoltes de biomasses végétales sont séchées 48h à 65°C avant d'être pesées et les valeurs sont exprimées en g MS j⁻¹ m⁻².

2.4.2. Biomasse racinaire

La biomasse souterraine est évaluée en prélevant 3 carottes de sol de 10 cm profondeur (diamètre : 5 cm) au sein de chaque patch de végétation à t_0 et 3 carottes pour chaque patch et pour chaque traitement de défoliation (T, C1 et C2) à t_{+60j} . Au laboratoire, les carottes de sol sont séparées en deux parties : les 5 premiers cm correspondant à la couche majoritairement organique et les 5 cm suivants correspondant à l'horizon A1 argileux. La biomasse souterraine de chacune de ces deux strates est alors lavée manuellement et séparée en deux catégories, rhizomes et racines fines puis séchée 48h à 65°C avant d'être pesées et les valeurs sont exprimées en g MS cm⁻³ de sol.

Tableau 7.2.

Abondance des espèces végétales au sein des différents patchs de végétation des communautés mésophile et méso-hygrophile.

Mésophile	M0 (Mab)	M1 (Mhaut)	M2 (Mbasbo)
Sol nu	7,48±3,71	2,31±2,67	5,88±2,86
Espèces favorisées par le pâturage			
<i>Alopecurus bulbosus</i>	0	1,08±0,85	1,71±1,98
<i>Cynosurus cristatus</i> ²	0	0	1,01±0,77
<i>Carex divisa</i>	2,42±1,93	6,99±3,57	7,44±3,73
<i>Hordeum secalinum</i> ¹	0	0,66±0,40	9,63±5,90
<i>Lolium perenne</i> ^{1,2}	0	9,28±8,84	32,51±10,25
<i>Ranunculus sardous</i>	0,50±0,46	0,72±0,52	1,24±0,72
<i>Trifolium squamosum</i> ^{1,2}	0	22,51±13,35	27,53±8,05
Espèces défavorisées par le pâturage			
<i>Cardamine hirsuta</i>	1,59±0,50	0,18±0,12	0
<i>Elymus repens</i> ^{1,2}	86,59±2,32	36,65±7,28	2,85±0,82
Autres espèces			
<i>Bromus commutatus</i> ¹	0	4,00±1,58	3,04±2,51
<i>Geranium dissectum</i>	0	3,47±1,61	1,51±1,35
<i>Poa trivialis</i> ¹	0	2,63±2,55	0,78±0,53
<i>Vulpia bromoides</i> ¹	0	8,53±3,07	3,78±4,23

Mésohygrophile	Mh0 (Mhab)	Mh1 (Mhjbo)	Mh2 (MhPcHm)
Sol nu	10,13±1,62	3,81±2,59	11,48±4,91
Espèces favorisées par le pâturage			
<i>Alopecurus bulbosus</i> ¹	0	2,98±1,37	8,92±3,26
<i>Agrostis stolonifera</i>	0	0	0,43±0,49
<i>Bromus commutatus</i>	0	4,17±0,78	6,03±4,13
<i>Bellis perennis</i>	0	0,45±0,52	1,08±1,13
<i>Hordeum marinum</i> ^{1,2}	0	1,08±1,25	13,30±2,63
<i>Plantago coronopus</i> ¹	0	0	9,91±5,16
<i>Parapholis strigosa</i> ^{1,2}	0	0,24±0,28	20,25±4,43
<i>Trifolium ornithopodioides</i>	0	0	1,84±1,88
<i>Trifolium resupinatum</i>	0	0	6,05±5,53
Espèces défavorisées par le pâturage			
<i>Elymus repens</i>	3,90±1,89	2,56±2,20	0,43±0,38
<i>Geranium dissectum</i>	1,11±0,80	0,36±0,30	0
<i>Galium palustre</i>	1,75±1,56	0	0
<i>Juncus gerardi</i> ^{1,2}	79,01±2,36	60,81±7,15	8,29±4,64
Autres espèces			
<i>Carex divisa</i>	1,41±1,63	2,15±1,86	0
<i>Hordeum secalinum</i>	0,17±0,19	1,75±1,59	0
<i>Poa trivialis</i>	0,26±0,19	1,45±1,15	0,09±0,10
<i>Trifolium squamosum</i> ^{1,2}	0,08±0,09	16,31±10,22	10,70±4,26

Les espèces favorisées par le pâturage sont celles dont l'abondance augmente le long du gradient de pâturage (de 0 à 2) et les espèces défavorisées par le pâturage sont les espèces dont l'abondance diminue le long de ce gradient. Les autres espèces concernent les espèces qui ne correspondent pas à une des catégories précédentes. Pour plus de concision, les espèces dont le recouvrement est toujours inférieur à 1% dans chacun des trois patchs ne sont pas représentées.

¹Espèces végétales dont la hauteur a été mesurée en début d'expérience dans les différents patchs. ²Espèces végétales dont le ratio C/N des limbes a été mesuré dans différents patchs.

2.4.3. Ratio C/N biomasse végétale

Les teneurs en C total, N total et ratio C/N de la biomasse végétale aérienne sont mesurées sur la récolte initiale (t_0) et sur la récolte finale (t_{+60j}) grâce à un autoanalyseur CHN (Perkin Elmer). Le ratio C/N des limbes de différentes espèces a également été déterminé. Ces espèces végétales ont été prélevées en avril 2002, avant l'entrée des herbivores, selon un protocole standard (Ansquer, 2002). Cette mesure est rapportée afin d'apprécier une potentielle variation intra spécifique selon l'intensité de pâturage exercé sur le patch.

2.4.4. Composition spécifique

L'abondance relative des différentes espèces végétales est relevée au début de l'expérience dans les 9 carrés de 25 x 25 cm² de chaque patch. La richesse spécifique et la diversité spécifique (indice de Shannon) sont calculées pour chaque type de patch. L'abondance des espèces est reportée dans le tableau 7.2. Le recouvrement de végétation verte et sénescence est suivi tout au long de l'expérience. En début d'expérience, la hauteur individuelle de différentes espèces représentées dans plusieurs patches (Tab. 7.2) a été mesurée.

2.4.5. Mesures complémentaires

L'humidité du sol de surface est mesurée tous les 15 jours par une sonde d'humidité (9 mesures pour chaque patch et pour chaque modalité de traitement de défoliation). La hauteur moyenne de la canopée est mesurée tous les 15 jours juste avant le traitement de défoliation.

2.5. Analyses statistiques

L'effet de la communauté végétale (M et Mh) et de la défoliation sur la production primaire, le RGR, le C/N de la biomasse végétale aérienne et la biomasse souterraine est analysé par une ANOVA à 2 voies (Tab. 7.3). Ensuite, pour chacune des communautés végétales, l'effet de la composition spécifique (non pâturé, faiblement pâturé et fortement pâturé) et du traitement de défoliation en cours (T, C1, C2) est testé à l'aide d'une ANOVA factorielle à deux voies sur l'ensemble des variables mesurées : production primaire, RGR, C/N de la biomasse végétale, biomasse souterraine, hauteur de la canopée et humidité du sol (Tab. 7.4). La conformité des

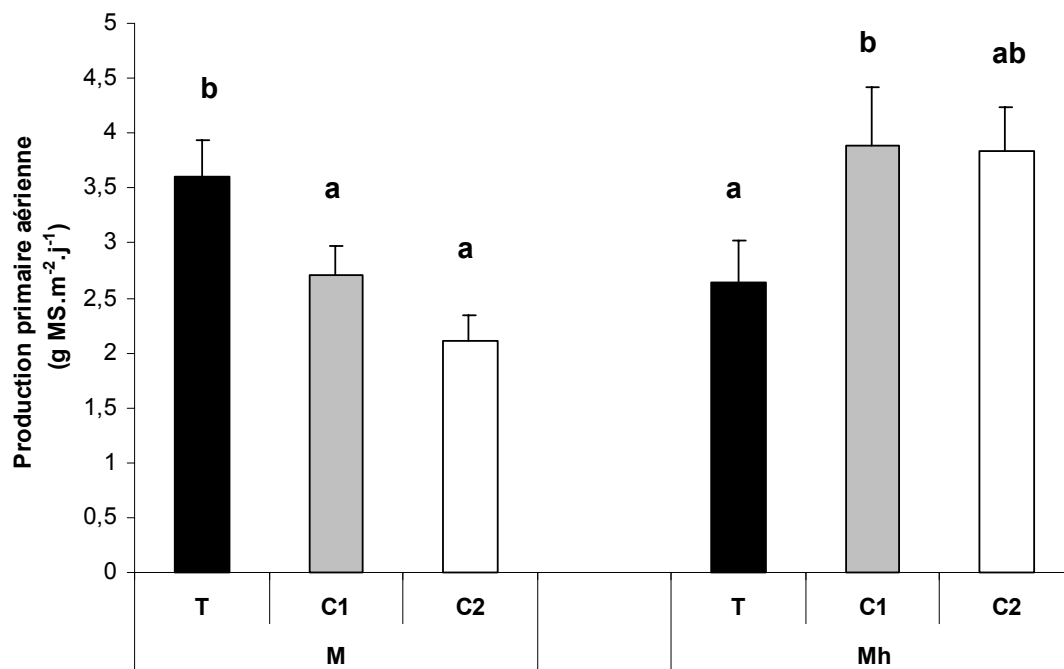


Figure 7.1. Production primaire aérienne moyenne ($\text{g MS.m}^{-2}.\text{j}^{-1} \pm \text{ES}$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation. Noir : aucune coupe, gris : coupe mensuelle, blanc : deux coupes par mois. Pour chaque communauté, les lettres identiques indiquent l'absence de différence significative (Test post-hoc de Tukey).

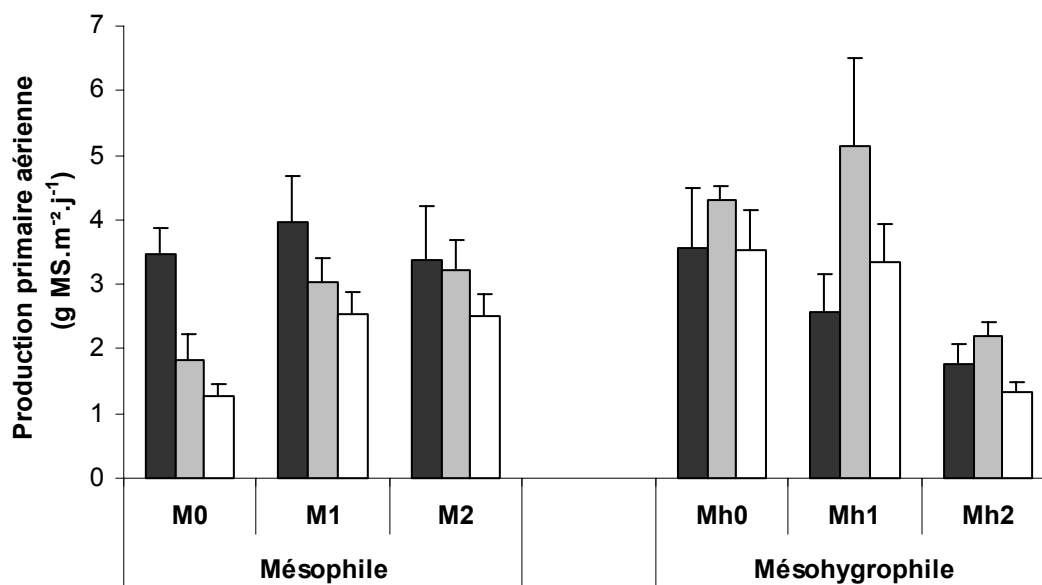


Figure 7.2. Production primaire aérienne ($\text{g MS m}^{-2} \text{j}^{-1} \pm \text{ES}$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation. Noir : aucune coupe, gris : coupe mensuelle, blanc : deux coupes par mois.

jeux de données aux contraintes des tests paramétriques a été contrôlée avant utilisation de ces tests et l'ensemble de ces analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel MINITAB 13.31.

3. RESULTATS

3.1. Production végétale

3.1.1. Production primaire

La PPN des groupements végétaux est significativement et indépendamment affectée par la fréquence de la coupe et par la composition spécifique et ce, dans le mésophile comme dans le méso-hygrophile (Tab. 7.3 et tab. 7.4). L'effet de la défoliation sur la production primaire est toutefois sensiblement différent entre les deux communautés.

Dans le mésophile, la coupe conduit à une diminution de la production végétale et cette diminution est d'autant plus forte que la fréquence de coupe est élevée (Fig. 7.1). En l'absence de défoliation la production primaire est similaire entre les trois patchs. En revanche, quand les patchs sont défoliés, la production primaire des patchs habituellement pâturés avant l'expérience (M1 et M2) est plus forte que celle du patch qui n'a pas été pâturé (M0). Il apparaît que la réduction de la PPN par la défoliation est beaucoup plus faible dans les patchs ras soumis avant le traitement à une intensité élevée de pâturage que dans les patchs qui n'ont plus été pâturés depuis 1995 (Fig. 7.2).

Dans le méso-hygrophile, la fréquence de coupe faible C1 conduit pour tous les groupements à une PPN supérieure à celle réalisée en absence de défoliation tandis que la fréquence élevée de coupe a un effet relativement faible sur la PPN (Fig. 7.1). Le patch qui n'a jamais été pâturé depuis 1995 (Mh0) réalise la plus forte production primaire en l'absence de défoliation. Le patch soumis à un pâturage faible avant l'expérience (Mh1) tend à réaliser la plus forte production primaire dans le cas du traitement de défoliation de fréquence faible. Enfin, le groupement soumis avant l'expérience à une intensité de pâturage élevée (Mh2) réalise une production primaire plus faible que les deux autres types de groupements quel que soit le traitement de défoliation (Fig. 7.2).

Tableau 7.3.

Effets du type de communauté végétale et de la fréquence de coupe sur les paramètres de la végétation (ANOVA factorielle).

Paramètres	Communauté	Défoliation	Interaction
PPN	0.90	3.33*	4.79*
RGR	3.29	7.47**	0.52
C/N	38.39***	6.94**	0.65
R fines	11.91**	0.62	0.18
Rh	12.62**	0.71	0.06
R total	22.6***	0.97	0.16

Le tableau indique les valeurs F du test ANOVA (*: $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). Production primaire (PPN), taux de croissance (RGR), ratio C/N (C/N), Biomasse de racines fines (R fines), de rhizomes (Rh) et biomasse souterraine totale (R total).

Tableau 7.4.

Effets de l'histoire de pâturage des patchs et de la fréquence de coupe sur des paramètres de végétation et de sol pour les communautés mésophiles et méso-hygrophiles.

Paramètres	M			Mh		
	Patch	Défoliation	Interaction	Patch	Défoliation	Interaction
PPN	4.82*	9.58**	0.93	11.56***	4.25*	1.01
RGR	7.13**	17.90***	0.35	3.49*	19.40***	1.44
C/N	5.07*	6.83**	0.81	0.86	2.74	1.05
R fines	12.81***	0.31	0.31	11.65***	1.02	0.72
Rh	0.82	0.42	0.52	24.16***	0.85	0.72
R total	3.01	0.50	0.80	13.76***	1.01	0.43
Ht mai	111.77***	134.92***	30.58***	130.02***	31.98***	8.93***
Ht juin	14.74***	548.08***	4.32***	5.72**	77.83***	9.04***
H sol mai	5.77**	1.95	0.52	9.04**	0.08	0.10
H sol juin	1.59	0.24	0.13	21.40***	0.63	0.14

Le tableau indique les valeurs F du test ANOVA (*: $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). Production primaire (PPN), taux de croissance (RGR), ratio C/N (C/N), Biomasse de racines fines (R fines), de rhizomes (Rh) et biomasse souterraine totale (R total), hauteur moyenne de la végétation en début (Ht mai) et en fin d'expérience (Ht juin), Humidité du sol en début (H sol mai) et en fin d'expérience (H sol juin).

3.1.2. Taux de croissance

En l'absence de défoliation le taux de croissance relatif (RGR) est beaucoup plus important pour les groupements soumis habituellement à un pâturage intense que pour les autres et ce, dans le mésophile comme le méso-hygrophile. Quels que soient les groupements, la défoliation stimule la production par unité de biomasse et ce taux de croissance reste plus important dans les patchs pâturés que dans les patchs non pâturés (Fig. 7.3 et fig. 7.4). La stimulation du RGR est la plus importante pour la fréquence de coupe faible. La stimulation du RGR par la défoliation est très proche pour les deux communautés, M et Mh, qui présentent pourtant une faible similitude floristique.

3.2. Ratio C/N de la biomasse végétale aérienne

La ratio C/N varie en selon les communautés végétales (Tab. 7.3) et selon les patchs (Tab. 7.4). En l'absence défoliation, le ratio C/N de la végétation est globalement plus faible pour les patchs mésophiles que méso-hygrophiles (Fig.7.6). Dans la communauté mésophile, le C/N des patchs non défoliés est stable (environ 20) tandis qu'il diminue de façon non significative le long du gradient de pâturage entre les patchs méso-hygrophiles (Fig. 7.6).

Quels que soient les patchs de végétation, la défoliation diminue le ratio C/N (Fig. 7.5). Cette diminution n'est cependant pas significative dans le cas du méso-hygrophile (Tab. 7.4). L'effet de la défoliation sur la qualité de la végétation apparaît d'autant moins fort que le groupement est issu d'une intensité forte de pâturage. La diminution du ratio C/N suite à la défoliation est plus importante dans les patch initialement non pâturés que dans les groupements pâturés (Fig. 7.6).

3.3. Biomasse souterraine

Quel que soit le patch considéré, la biomasse végétale souterraine est toujours nettement plus élevée entre 0 et 5 cm de profondeur que de 5 à 10 cm. La biomasse de racines fines et grossières est en effet deux à trois fois plus faible en moyennes dans les carottes prélevées de 5 à 10 cm de profondeur que dans celles prélevées de 0 à 5 cm. Ce rapport reste stable quelle que soit la végétation et quel que soit le traitement de défoliation. Les résultats concernant la biomasse

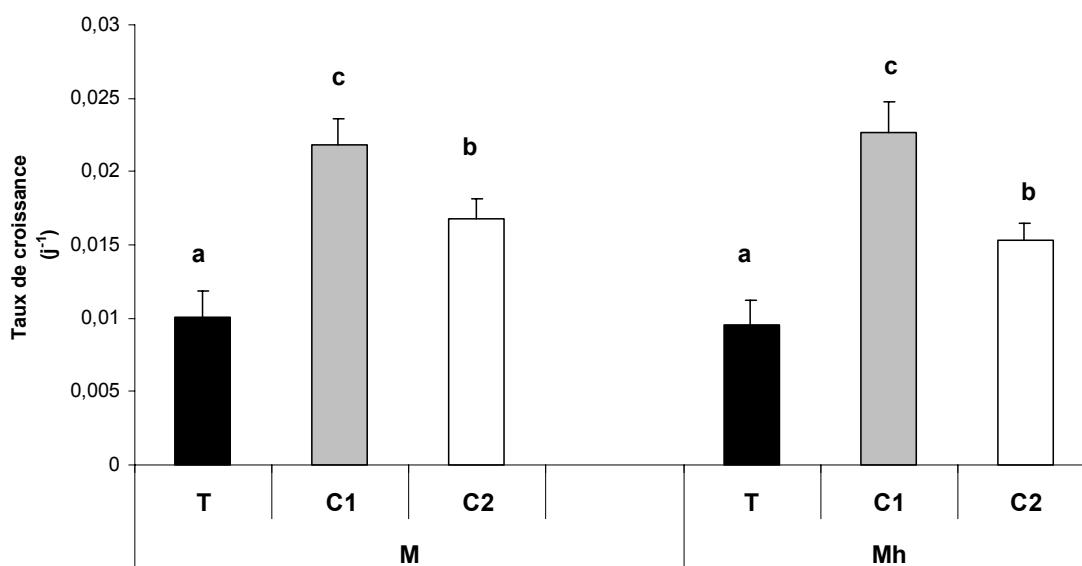


Figure 7.3. Taux de croissance moyen de la biomasse aérienne ($j^{-1} \pm ES$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation. Noir : aucune coupe, gris : coupe mensuelle, blanc : deux coupes par mois. Pour chaque communauté, les lettres identiques indiquent l'absence de différence significative (Test post-hoc de Tukey).

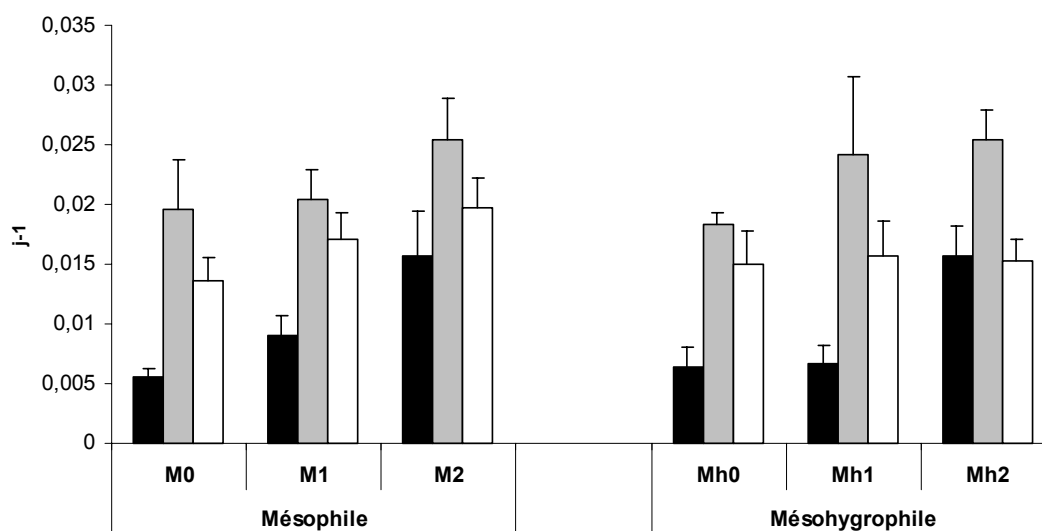


Figure 7.4. Taux de croissance de la biomasse aérienne ($j^{-1} \pm ES$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation. Noir : aucune coupe, gris : coupe mensuelle, blanc : deux coupes par mois.

souterraine de 5 à 10 cm n'apporte pas d'informations supplémentaires et ne sont pas présentés ici pour plus de concision.

La biomasse végétale souterraine apparaît globalement peu sensible à la défoliation (Tab.7.3 et tab. 7.4). Après 8 semaines de traitement, la défoliation ne conduit pas à des variations significatives de la biomasse de racines fines sauf dans le groupement Mh1 (soumis avant l'expérience à un pâturage léger) pour lequel la biomasse de racines diminue quand la fréquence de coupe augmente (Fig. 7.7). La biomasse de racines grossières tend de façon générale à diminuer quand la fréquence de coupe augmente mais de façon non significative (Fig. 7.8).

Le régime de pâturage auquel les patchs étaient soumis avant l'expérience influence la biomasse souterraine beaucoup plus nettement que le traitement de défoliation (Fig. 7.9). Les groupements végétaux habituellement pâturés présentent ainsi une biomasse de racines fines plus importantes que les groupements non pâturés (Fig. 7.7). Le groupement M2 présente une biomasse racinaire environ trois fois plus forte que celle du groupement M0. A l'inverse la biomasse de racines grossières est nettement plus faible dans les groupement pâturés que dans les groupements non pâturés (Fig. 7.8). Ce contraste est le plus net dans le méso-hygrophile où on observe une biomasse de racines grossières plus de deux fois plus faible dans le groupement Mh2 que dans le groupement Mh0, issu de l'exclos.

3.4. Structure de la végétation

3.4.1. Structure et composition spécifique

Au sein de chaque communauté végétale, l'histoire de pâturage (i.e. non pâturé, légèrement pâturé et intensément pâturé) caractérise la structure des groupements végétaux. Les groupements végétaux non pâturés (M0 et Mh0) ont une végétation haute peu diversifiée (Tab. 7.1) avec une dominance d'espèces végétales pérennes et rhizomateuse : *Elymus repens* dans le mésophile et *Juncus gerardi* dans le méso-hygrophile (Tab. 7.2). La hauteur moyenne de la végétation en mai est inversement proportionnelle à l'intensité du pâturage dont sont issus les groupements et les groupements habituellement pâturés ont une richesse et une diversité spécifiques plus importantes que celles des groupements non pâturés (Tab. 7.1). En situation pâturée, il existe une diversification des formes de vies le long du gradient de pâturage: aux formes de vies érigées communes avec la situation non pâturée, s'ajoutent des formes de vie en

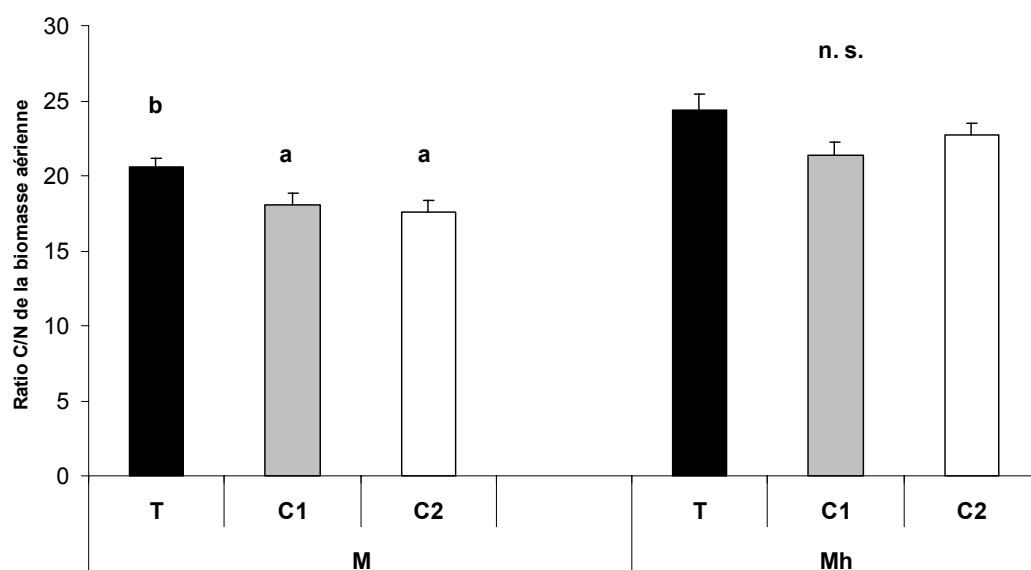


Figure 7.5. Ratio C/N moyen de la biomasse végétale aérienne (\pm ES) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation. Noir : aucune coupe, gris : coupe mensuelle, blanc : deux coupes par mois. Pour chaque communauté, les lettres identiques indiquent l'absence de différence significative (Test post-hoc de Tukey).

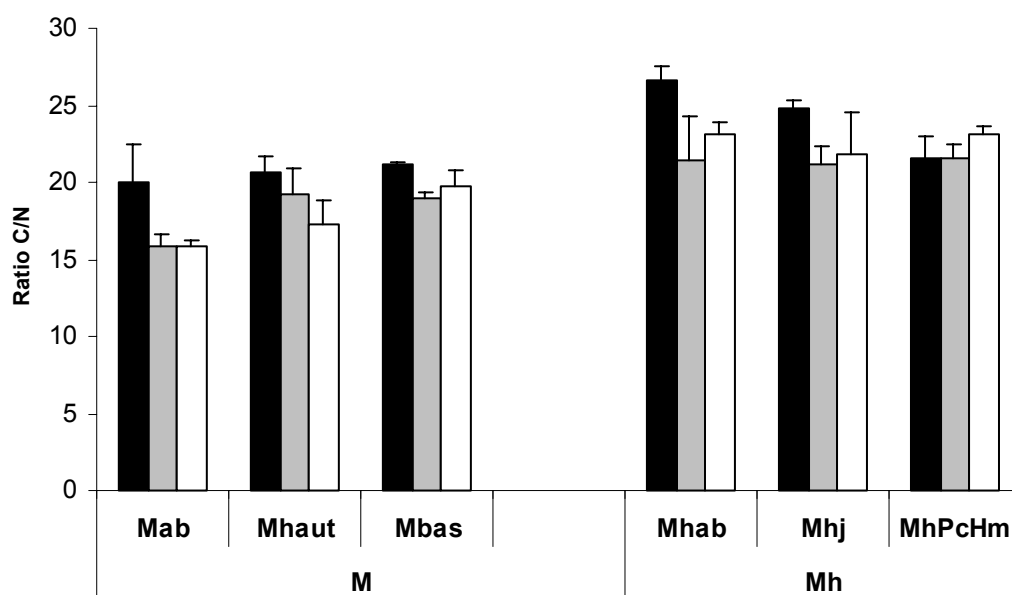


Figure 7.6. Ratio C/N de la biomasse végétale aérienne (\pm ES) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation. Noir : aucune coupe, gris : coupe mensuelle, blanc : deux coupes par mois.

rosette et des formes de vies prostrées (voir le chapitre III). L'humidité du sol, mesurée tous les 15 jours diminue fortement au fur et à mesure de l'avancement de la saison (données non montrées). Elle présente quelques variations selon les groupements mais n'est pas affectée par la défoliation (Tab. 7.4).

3.4.2. Recouvrement de la végétation

Le recouvrement de végétation a été estimé en fin d'expérience, avant la récolte finale de la biomasse végétale, en distinguant la proportion de sol nu, de végétation verte et de végétation sèche (Fig. 7.10). Les traitements de défoliation diminuent très fortement le recouvrement total de végétation lorsqu'ils sont appliqués aux groupements de végétation habituellement non pâturés où les espèces pérennes dominantes ont des tiges relativement espacées. Dans le cas des groupements de végétation habituellement pâturés, les traitements de défoliation ne diminuent que très faiblement le recouvrement total de végétation en comparaison des témoins. On observe cependant que la défoliation tend à augmenter l'effet de la sécheresse estivale sur la végétation et que les groupements issus d'un pâturage intensif résistent mieux à cet effet.

3.4.3. Evolution des hauteurs de végétation au cours de l'expérience

Quelle que soit la fréquence de coupe, la repousse de la végétation est beaucoup plus faible au cours du deuxième et dernier mois de l'expérience (Fig. 7.11). Un mois de « récupération » après la première défoliation permet à la plupart des groupements d'atteindre une hauteur proche du témoin; d'autant plus proche que le groupement est issu d'un pâturage fort (e.g. M2 ou Mh2). Suite à la deuxième défoliation, la hauteur atteinte est diminuée à l'exception du patch Mh2.

3.4.4. Caractéristiques et variations intraspécifiques des espèces

La hauteur et le ratio C/N des limbes des espèces végétales varient selon les patchs et entre les espèces au sein des patchs (Fig. 7.12 et fig. 7.13). Certaines espèces végétales montrent une variation intraspécifique, en termes de hauteurs et de ratio C/N des limbes, en fonction de l'histoire de pâturage du patch où elles sont situées. De façon générale, en mai, avant le début des traitements de défoliation, il apparaît que la hauteur individuelle d'une espèce est d'autant plus faible que l'intensité de pâturage à laquelle était soumis le patch était forte (Fig. 7.12). C'est

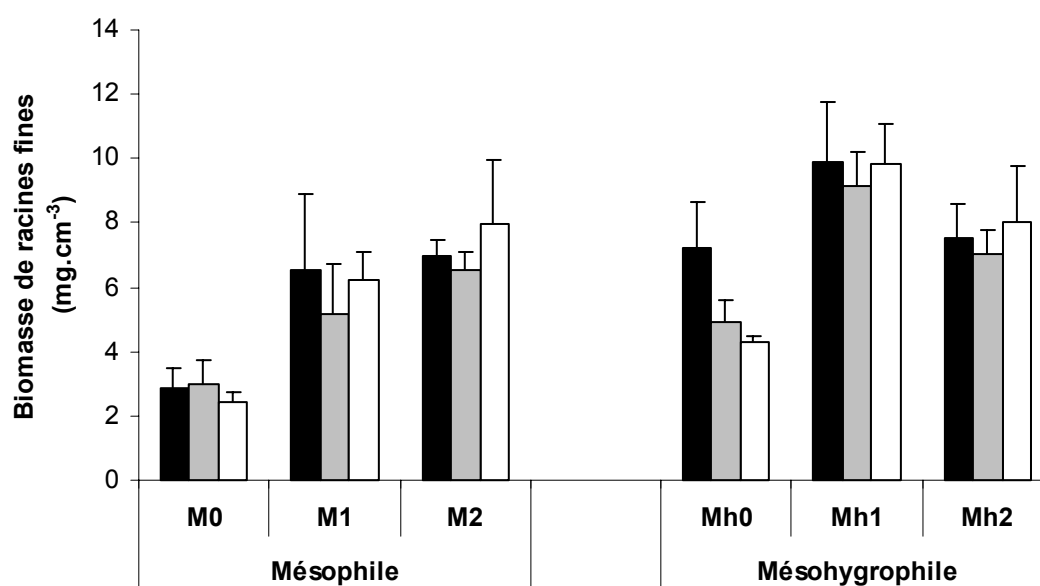


Figure 7.7. Biomasse de racines fines (mg MS.cm⁻³ ±ES) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation. Noir : aucune coupe, gris : coupe mensuelle, blanc : deux coupes par mois.

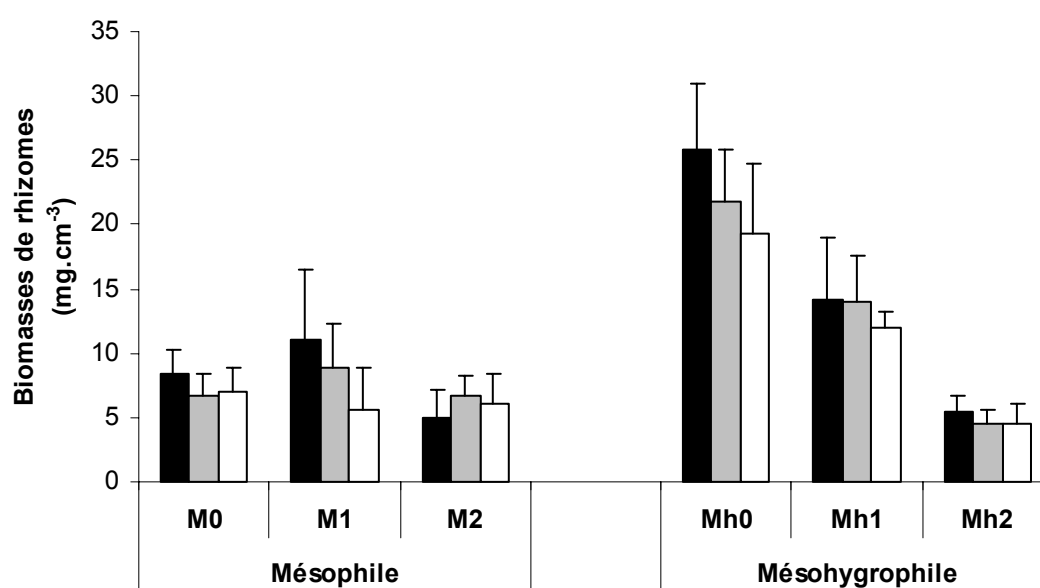


Figure 7.8. Biomasse de rhizomes (mg MS.cm⁻³ ±ES) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation. Noir : aucune coupe, gris : coupe mensuelle, blanc : deux coupes par mois.

le cas notamment des espèces *Elymus repens* et *Juncus gerardi* que l'on retrouve tout au long du gradient de pâturage. Le ratio C/N du limbe des espèces étudiées, apparaît assez constant entre les différents patchs d'intensité de pâturage différents (Fig. 7.13). Cela est particulièrement apparent dans le cas d'espèces tels que *Juncus gerardi* et *Trifolium squamosum*. Il existe une certaine variation de ce ratio dans le cas d'espèces comme *Parapholis strigosa* ou *Lolium perenne*. Le ratio C/N de ces deux dernières espèces est plus faible au sein des patchs habituellement faiblement pâturés que dans les patchs non pâturés ou intensément pâturés (Fig. 7.13).

4. DISCUSSION

4.1. Impact de la défoliation sur la végétation

Les effets de la défoliation sur la croissance et la qualité de la végétation, mis en évidence dans cette étude, sont communs aux six patchs de végétation des deux communautés végétales. Nos résultats montrent une très nette stimulation du taux de croissance relatif de la biomasse végétale aérienne par la défoliation pour l'ensemble des six groupements végétaux étudiés. Ce résultat soutient l'idée que cette stimulation du RGR par la défoliation est commune à de nombreuses espèces végétales (Oosterheld, 1992; Ferraro et Oosterheld, 2002). L'augmentation de la qualité chimique de la végétation est probablement liée au fait que la coupe régulière régénère les tissus et empêche la formation de tissus de soutien (McNaughton, 1985). Cette augmentation de la qualité de la végétation à l'échelle de l'assemblage d'espèces apparaît toutefois d'une ampleur relativement faible. Cette faible variation pourrait provenir de réponses contrastées à la défoliation des différentes espèces végétales d'un groupement. Ainsi, des effets radicalement opposés de la défoliation sur la qualité de biomasse ont été rapportés d'une espèce végétale à l'autre (Polley et Detling, 1989; Milchunas *et al.*, 1995; Mikola *et al.*, 2000; Williams *et al.*, 2003; Milchunas *et al.*, 2005). A l'échelle d'un groupement végétal plurispécifique, la réponse de la végétation à la défoliation peut de ce fait être atténuée. A l'échelle du patch, La défoliation aérienne n'a pas conduit à des variations significatives de la biomasse végétale souterraine au terme des deux mois d'expérience. Il n'existe pas de relation générale démontrée entre la défoliation et la biomasse souterraine (Milchunas et Lauenroth, 1993; Ferraro et Oosterheld, 2002) bien qu'à l'échelle spécifique la défoliation puisse conduire à des variations de la biomasse souterraine (Oosterheld, 1992; Williams *et al.*, 2003).

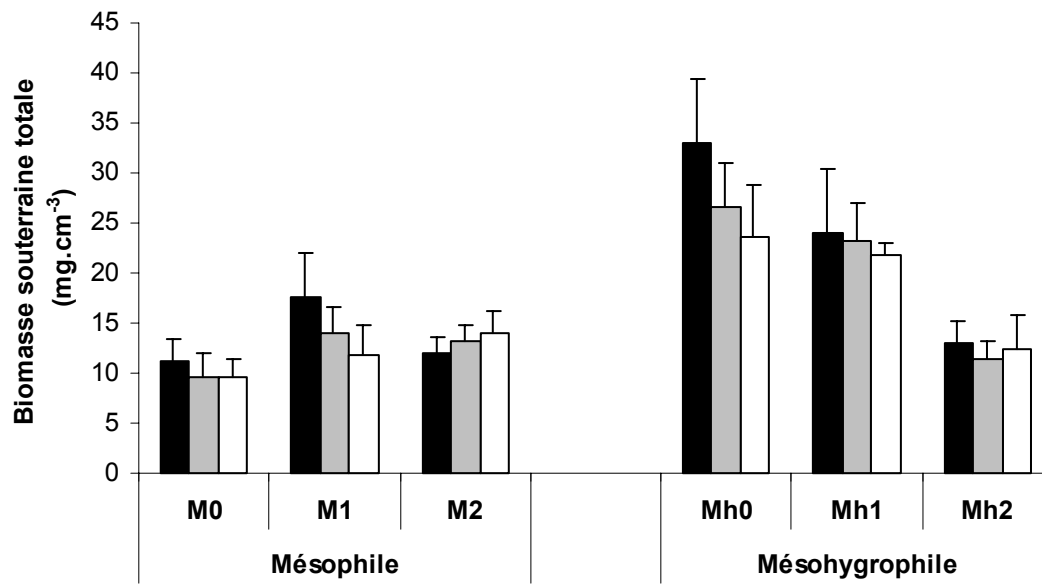


Figure 7.9. Biomasse végétale souterraine totale (mg MS.cm⁻³ ±ES) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation. Noir : aucune coupe, gris : coupe mensuelle, blanc : deux coupes par mois.

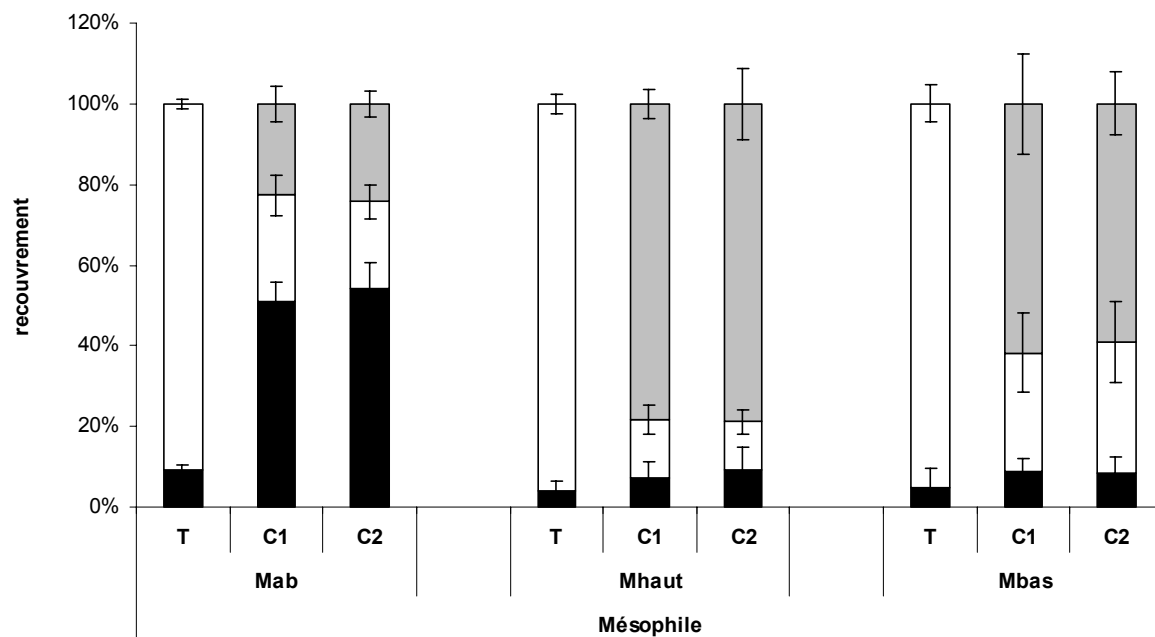
4.2. croissance compensatoire

La stimulation du taux de croissance de la végétation consécutive à la défoliation pour chacun des patchs de végétation correspond à une croissance compensatoire de la végétation défoliée : la végétation défoliée compense au moins en partie la biomasse prélevée. Ferraro et Oosterheld (2002) ont montré que la défoliation expérimentale conduisait à observer une telle réponse compensatoire pour un grand nombre d'espèces végétales. Dans notre étude, la croissance de la végétation non défoliée est probablement limitée par la fermeture du couvert végétal. Par conséquent la défoliation est susceptible d'avoir un impact positif sur le taux de croissance de la végétation en favorisant l'accès à la lumière pour les plantes (Oosterheld et McNaughton, 1991).

L'intensité de cette croissance compensatoire varie en fonction de la fréquence de défoliation. Selon la communauté végétale, deux types distincts de conséquences de la défoliation sur la production primaire aérienne sont notés. Dans le cas des groupements mésophiles, la production végétale aérienne diminue régulièrement avec l'augmentation de la fréquence de coupe, tandis que dans le cas des groupements méso-hygrophiles, une faible fréquence de défoliation conduit à une production supérieure à celle des groupements non défoliés. La stimulation du taux de croissance de la végétation par la défoliation n'entraîne donc pas nécessairement une augmentation de la production primaire par rapport aux témoins (Hilbert *et al.*, 1981). Cette stimulation conduit à une compensation partielle dans les patchs mésophiles tandis qu'une surcompensation se produit pour une faible fréquence de défoliation pour les patchs méso-hygrophiles. De nombreux auteurs ont reporté l'existence d'une stimulation de la production végétale pour une intensité intermédiaire de défoliation (Dyer et Bokhari, 1976; Dyer *et al.*, 1986; Georgiadis *et al.*, 1989). Ces différents résultats ont nourri l'hypothèse que le pâturage pouvait conduire à une optimisation de la production primaire (Dyer et Bokhari, 1976; Hilbert *et al.*, 1981; McNaughton, 1985; Dyer *et al.*, 1993) bien que l'idée que l'herbivorie puisse être bénéfique aux plantes ait été vivement critiquée (Belsky *et al.*, 1993; Painter et Belsky, 1993).

Dans notre étude la différence entre communautés végétales peut avoir différentes causes. Il a été montré que la fertilité des sols interagissait avec la réponse à la coupe et qu'un niveau minimum de teneur en N pouvait être nécessaire à une croissance compensatoire (de Mazancourt *et al.*, 1998; Hamilton *et al.*, 1998). Dans la prairie, la plus forte minéralisation de l'azote dans le

A



B

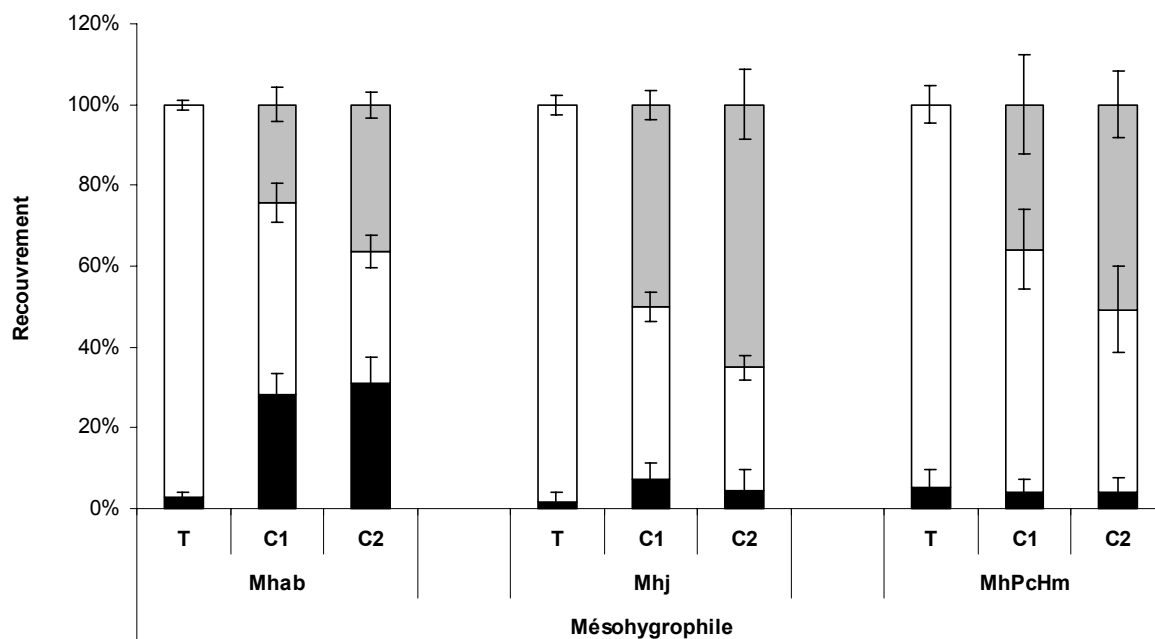


Figure 7.10. Pourcentages de recouvrement (\pm ES) en fin d'expérience de sol nu (noir), de végétation verte (blanc) et de végétation sèche (gris) dans les groupements mésophiles (A) et méso-hygrophiles (B) en fonction du traitement de défoliation.

sol du méso-hygrophile pâturé comparé au mésophile pâturé (Rossignol *et al.*, 2006) pourrait donc apporter une explication bien qu'aucune différence de fertilité de sol ne soit relevé entre le mésophile et le méso-hygrophile non pâturés. Il a également été suggéré qu'un certain niveau de stress pouvait favoriser les réponses de compensation (Oosterheld et McNaughton, 1991), ce qui pourrait être rapproché du cas de la végétation méso-hygrophile qui pousse sur des sols parfois très salés (Loucougaray, 2003).

Enfin, les deux communautés végétales présentent une composition floristique distincte et la réponse à la coupe de la végétation à l'échelle de la communauté peut très largement refléter celle de l'espèce dominante (Grime, 1998; Loreau, 2000). Ainsi, il a été observé durant l'expérience que la réponse à la coupe des groupements méso-hygrophile était largement conditionnée par la réponse de l'espèce *Juncus gerardi*. Dans les groupements où cette espèce est abondante (e.g. Mh0 et Mh1), la défoliation tend à entraîner une diminution de la biomasse souterraine de rhizome. Ce résultat suggère, que chez cette espèce, la surcompensation en réponse à la défoliation pourrait se faire au prix d'une plus faible allocation de biomasse aux rhizomes (Hartnett, 1989) et au détriment de la constitution de réserves. Une défoliation régulière de plus longue durée pourrait ne pas permettre cette surcompensation en empêchant la reconstitution des réserves des rhizomes (Turner *et al.*, 1993).

4.3. Influence de l'histoire de pâturage

Dans les deux communautés végétales, les groupements végétaux non pâturés depuis 1995, sont caractérisés par une forte production primaire nette aérienne, une forte biomasse aérienne et des plantes de grande taille, autant de caractéristiques qui suggèrent une forte compétition pour la lumière (Burke *et al.*, 1998). Comparés à ces groupements préalablement non pâturés, les groupements soumis avant l'expérience à un pâturage intermédiaire ou fort sont caractérisés par un RGR plus important, une plus faible biomasse aérienne et des plantes plus petites. La proportion de racines fines par rapport à la biomasse de rhizome et organes de réserves est également plus forte dans ces groupements pâturés. Ces résultats montrent l'influence à long terme du pâturage sur la structure et les paramètres fonctionnels des groupements végétaux (McIntire et Hik, 2005). Nous observons, ainsi que Hayes et Holl (2003) et Osem *et al.* (2004) que le pâturage en prairie humide a favorisé une végétation plus basse à croissance plus rapide. Cet effet du pâturage découle d'un remplacement d'espèces pérennes de haute taille par des annuelles avec des formes de vies variées (Noy-Meir *et al.*, 1989; McIntyre *et al.*, 1995; Bullock *et al.*, 2001) et varie selon l'intensité du pâturage dont sont issus les patches.

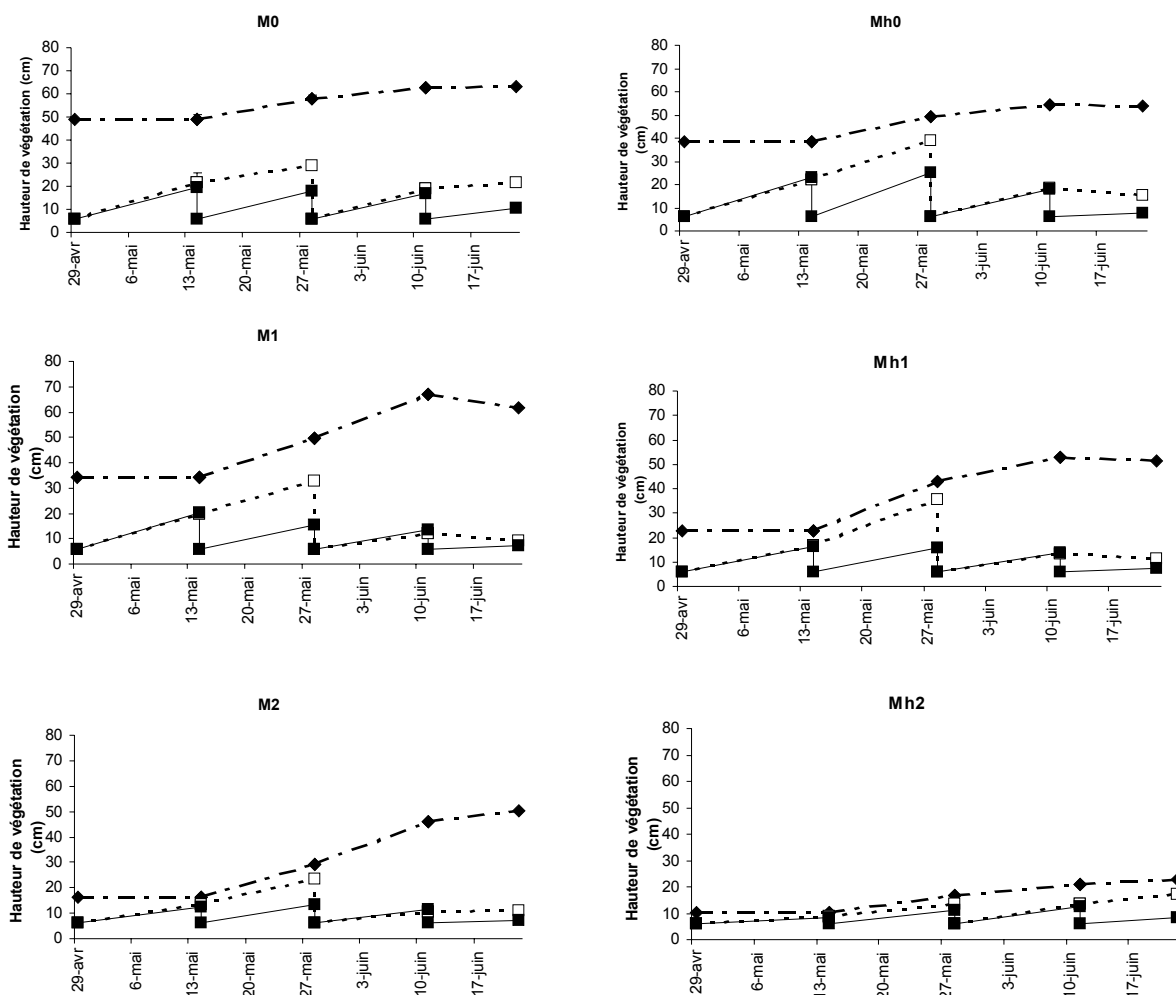


Figure 7.11. Evolution de la hauteur moyenne de la végétation (cm) au cours de l'expérience dans les différents groupements de végétation selon les traitements expérimentaux, non coupé (losanges noirs), coupé une fois par mois (carrés blancs) et coupés deux fois par mois (carrés noirs).

Cet effet à long terme du pâturage conduit à une nette augmentation de la biomasse de racines fines au détriment de la biomasse de racines grossières en favorisant la mise en place d'une végétation à forte capacité d'exploitation des ressources (Polley et Detling, 1988). Nous suggérons que la défoliation n'a pas d'impact direct sur la biomasse végétale souterraine mais la modifie indirectement à travers les modifications de composition spécifique. Cette modification de composition spécifique conduit à une diminution de la biomasse végétale souterraine totale pour les patchs méso-hygrophiles habituellement pâturés comme rapporté par Holland et Detling (1990), tandis qu'elle ne s'accompagne pas de variations significatives dans le cas du mésophile.

McIntire et Hik (2002) ont montré que l'histoire de pâturage modifiait significativement la production de feuilles d'une espèce. Il existe une variation intra-spécifique de certaines espèces végétales dans cette prairie. En effet, certaines espèces végétales sont communes à des groupements habituellement soumis à des intensités de pâturage différentes. La hauteur individuelle de ces espèces est nettement plus faible dans les groupements avec qui ont été intensément pâturés avant l'expérience. Le ratio C/N du limbe de la plupart de ces espèces apparaît assez stable selon les patchs mais on peut noter que ce ratio tend à varier pour les espèces *Parapholis strigosa* ou *Lolium perenne*. Cette plasticité est susceptible de contribuer à la modification des caractéristiques fonctionnelles à l'échelle du patch.

4.4. Impact de l'histoire de pâturage sur la réponse à la fréquence de coupe

La réponse fonctionnelle de la végétation aux différentes fréquences de défoliation est influencée par l'historique de pâturage des patchs (Turner *et al.*, 1993; Milchunas *et al.*, 1995). Cette interaction entre les effets à court et long terme de la défoliation conduisent, en fonction de la communauté végétale, à des scénarios différents concernant la production primaire.

Dans le cas de la communauté mésophile, la défoliation a un effet négatif sur la production primaire, proportionnel à la fréquence de coupe. Parallèlement, l'effet à long terme du pâturage a favorisé une végétation tolérante au pâturage, capable d'optimiser sa production sous la contrainte d'un prélèvement chronique de biomasse aérienne (Detling et Painter, 1983; del-Val et Crawley, 2005a). Il en résulte que l'effet négatif à court terme de la défoliation sur la production primaire est fortement atténué par la bonne tolérance au pâturage des espèces végétales dans le cas du patch habituellement fortement pâturé, tandis que ce n'est pas le cas pour le patch qui n'est habituellement pas pâturé. Dans cette communauté mésophile, la modification de la composition spécifique, induite par un long historique de pâturage, contribue à atténuer l'effet négatif direct de la défoliation.

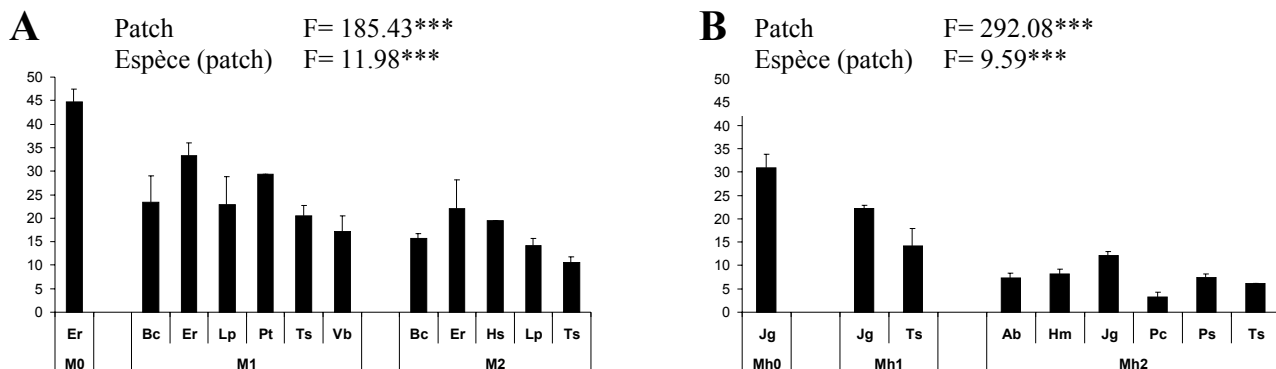


Figure 7.12. hauteur moyenne (cm \pm ES) des espèces végétales les plus abondantes au début de l'expérience dans les patches de végétation mésophile (A) et méso-hygrophile (B). Les espèces végétales sont désignées par leurs initiales (voir le tableau 2 pour les noms complets). Les résultats de l'analyse ANOVA hiérarchique testant l'effet du patch (facteur principal) et des espèces sur la hauteur sont présentées sur les figures.

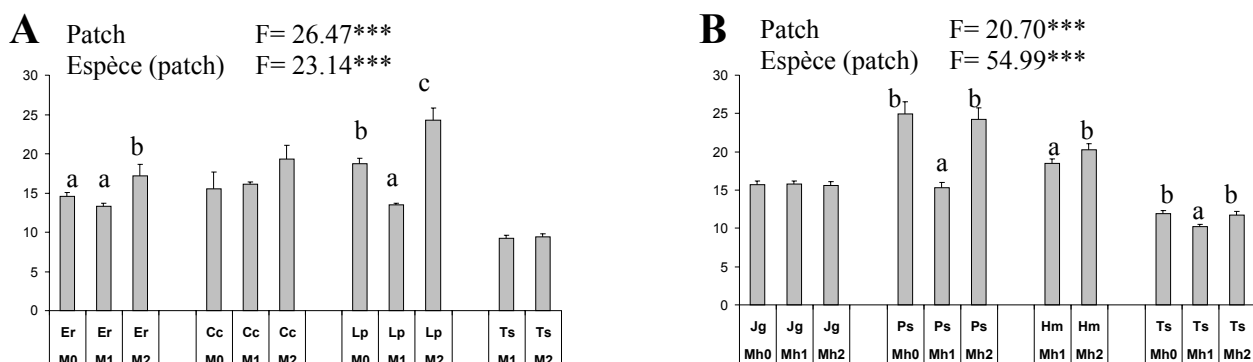


Figure 7.13. Ratio C/N (\pm ES) des limbes d'espèces végétales présentes en avril 2002 (avant l'entrée des herbivores) dans des groupements mésophiles (A) et méso-hygrophiles (B) non pâturés (0) légèrement pâturés (1) et fortement pâturés (2). Les espèces végétales sont désignées par leurs initiales (voir le tableau 2 pour les noms complets). Les résultats de l'analyse ANOVA hiérarchique testant l'effet du patch (facteur principal) et des espèces sur le ratio C/N sont présentées sur les figures. Le cas échéant, les différences existant au sein d'une même espèce, entre les patches sont indiquées par des lettres différentes (test post-hoc de Fisher).

Dans le cas de la communauté méso-hygrophile, la végétation est capable également de compenser les pertes de biomasse dues à la défoliation. Néanmoins, dans cette communauté, le pâturage favorise à long terme une végétation beaucoup moins productive que la végétation pâturée. La modification de la composition spécifique par le pâturage contribue dans le méso-hygrophile à accentuer l'effet négatif de la défoliation sur la production primaire. Le pâturage favorise dans cette communauté un grand nombre d'espèces annuelles et de dicotylédones caractérisées par des formes de vies telles que rosettes ou ports prostrés tandis que dans le mésophile le pâturage favorise une végétation plus basse mais avec des espèces majoritairement pérennes et de port érigé. Ce résultat suggère que, dans le méso-hygrophile, l'effet du pâturage sur la composition spécifique accentue l'effet négatif de la défoliation sur la production primaire en favorisant l'abondance d'espèces à stratégie d'évitement du pâturage.

De façon générale, la structure et la production des groupements végétaux est déterminée par l'importance relative de la compétition pour la lumière et de l'intensité de l'herbivorie (Hendon et Briske, 2002; del-Val et Crawley, 2005b). Les groupements intensément pâturés du méso-hygrophile illustrent une situation écologique où l'herbivorie a conduit à une forte diminution de la compétition interspécifique pour la lumière et à favoriser des espèces peu productives à stratégie d'évitement du pâturage. Cette faible pression de compétition semble être un facteur essentiel au maintien de la flore sub-halophile caractéristique des prairies anciennement poldérisées des marais atlantiques (Bonis *et al.*, 2005).

5. CONCLUSION

L'historique de pâturage influence fortement la réponse de la végétation à l'intensité de défoliation. De façon générale, les modifications de composition spécifiques, qui constituent l'effet à long terme du pâturage, conduisent à augmenter l'importance relative de la pression de l'herbivorie comme facteur de structuration de la végétation par rapport à la compétition interspécifique pour la lumière (Busso *et al.*, 2001). Cette pression croissante de l'herbivorie le long du gradient d'intensité de pâturage peut, selon les communautés, soit favoriser des stratégies de tolérance ou d'évitement du pâturage avec des conséquences opposées sur la production végétale de la prairie pâturée (Guitian et Bardgett, 2000). Ainsi dans le mésophile, l'effet à long terme du pâturage favorise l'abondance d'espèces tolérantes ce qui conduit à atténuer l'effet négatif à court terme de la défoliation. On peut ainsi s'attendre à ce que des variations spatiales de l'intensité de pâturage ne conduisent qu'à de faibles variations de

production primaire et donc de faibles variations des flux de C au sein de cette communauté végétale (Chapitre II). A l’opposé, la forte proportion d’espèces à stratégie d’évitement du pâturage trouvée dans le méso-hygrophile conduit à observer un impact négatif très important de l’intensité du pâturage sur la production primaire et ce, bien que la production de cette végétation puisse être stimulée par la défoliation sur une période de 8 semaines.

Cette étude souligne l’importance de l’historique de pâturage dans la réponse à la défoliation de la végétation et montre que les variations de l’intensité du pâturage peuvent conduire à des effets radicalement différents sur la production primaire et les variations de flux de C entre deux communautés végétales d’une même prairie. Ces différences de flux de C sont susceptibles de se répercuter sur la faune du sol et entraîner des variations de fonctionnement du système (Bardgett *et al.*, 1998; Swift *et al.*, 1998; Wardle *et al.*, 2002). L’interaction existant entre l’effet de la défoliation et la composition floristique de la végétation apparaît être une clé de la compréhension des différentes stratégies de réponses fonctionnelles au pâturage développées par les communautés végétales.

DISCUSSION GENERALE
ET
PERSPECTIVES

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

1. STRUCTURE SPATIALE DE VEGETATION ET CYCLE DE L'AZOTE

Dans cette étude nous avons pu mettre en évidence que le pâturage stimulait significativement la minéralisation nette de l'azote du sol et induisait une variation spatiale de ce processus au sein des zones pâturées (Chapitre II). Alors que le taux de minéralisation nette de l'azote du sol est très proche entre les communautés végétales non pâturées, il existe une variation spatiale de la minéralisation nette de l'azote au sein de la prairie pâturée. Cette variation des taux de minéralisation nette apparaît liée à l'hétérogénéité spatiale de la végétation qui se présente sous la forme d'une mosaïque de patchs plus ou moins broutés (Loucougaray, 2003; Loucougaray *et al.*, 2004). Nous proposons en conséquence que l'impact du pâturage sur la végétation constitue le moteur principal de l'impact du pâturage sur le processus de minéralisation de l'azote du sol de cet écosystème. Cet impact du pâturage apparaît s'effectuer à travers une influence sur la quantité et la qualité de la production végétale qui conditionnerait les flux d'éléments vers le sol.

La prairie pâturée est organisée selon un gradient d'intensité de pâturage en fonction duquel varie la structure de végétation (Chapitre I). En particulier, la structure de végétation permet d'observer des patchs de végétation haute avec fèces ou sans fèces et des patchs de végétation rase avec fèces ou sans fèces. La prise en compte de ces différentes situations d'utilisation de la ressource végétale par les herbivores nous offre donc la possibilité d'évaluer le rôle respectif de la végétation et des fèces sur les processus du cycle de l'azote. De façon générale, les taux de minéralisation de l'azote les plus élevés ont été mesurés dans le sol de patchs de végétation ras, caractérisés par une faible accumulation de litière et une végétation de bonne qualité chimique et cela, que les patchs soient affectés ou non par un retour de fèces. Cette observation nous conduit à penser que l'impact positif des herbivores sur le cycle de l'azote découle principalement de leur impact sur la litière et que le retour de fèces agit dans ce système de façon secondaire.

Les fèces des herbivores constituent un retour de matière organique au sol sous une forme riche en azote et rapidement décomposable. Pour cette raison, ce retour de nutriment au sol sous forme de fèces est fréquemment invoqué pour expliquer une accélération du cycle de l'azote par le pâturage (McNaughton, 1985). Différents facteurs peuvent expliquer l'absence de lien évident entre la présence de fèces et le taux de minéralisation de l'azote dans notre étude. La quantité de fèces effectivement déposée peut être trop faible pour compenser les pertes de biomasse végétale consommée par les herbivores (Van Wijnen *et al.*, 1999). En outre, une partie de l'azote contenu dans les fèces peut également être perdue pour le système par volatilisation ou lessivage (Ruess et McNaughton, 1987). Enfin, à l'échelle du patch de végétation, la distribution des fèces est par nature discontinue, ponctuelle, contrairement à l'impact du pâturage sur la végétation qui est lui continu et diffus (Hamilton et Frank, 2001). Il est donc probable que l'impact des fèces sur le sol soit très localisé et la prise en compte du rôle joué par ces fèces dans le cycle de l'azote d'un patch nécessiterait par conséquent des analyses complémentaires du sol, au niveau et à proximité de déjections. Les retours d'urine n'ont pu être estimés durant cette étude. Ces retours constituent cependant une source importante d'azote organique importante susceptibles de jouer un rôle dans la constitution des patchs de végétation et dans le cycle de l'azote (Jaramillo et Detling, 1992). Il apparaît par conséquent important de pouvoir quantifier ces retours afin de compléter cette étude. En particulier, la question se pose de savoir si les retours d'urine suivent le même patron spatial hétérogène que les fèces ou sont au contraire plus homogène.

Nous observons en revanche une relation entre la structure et les fonctions de la végétation et le taux de minéralisation nette de l'azote du sol (Chapitre III). Les patchs de végétation où le taux de minéralisation nette de l'azote est le plus stimulé par rapport aux zones non pâturées correspondent aux patchs dont les paramètres de production primaire nette aérienne et de ratio C/N de la biomasse végétale sont les plus bas et donc les plus différents des zones non pâturées. De façon générale, le taux de minéralisation nette de l'azote des sols est proportionnel à la qualité chimique de la végétation et inversement proportionnel à la production primaire. Ces résultats suggèrent que l'impact du pâturage sur la minéralisation de l'azote est lié à son influence sur la quantité et la qualité des entrées de matière organique vers le sol.

Les plus fortes variations de fonctions de végétation, en particulier la production primaire, sont mesurées dans les patchs de végétation où les variations de composition spécifique le long du gradient de pâturage correspondent à un changement de types fonctionnels de la végétation. Ainsi, ces variations des fonctions de la végétation et de la minéralisation de l'azote du sol sont

plus importantes dans la communauté méso-hygrophile où les graminéoïdes pérennes sont remplacées par des annuelles, des dicotylédones, des légumineuses que dans la communauté mésophile où des espèces de graminées pérennes restent dominantes tout au long du gradient de pâturage (Chapitres II et III). Ces fonctions de la végétation apparaissent plus ou moins fortement affectées par le pâturage selon que les modifications de compositions spécifiques mobilisent ou non de fortes variations de traits des espèces.

Il apparaît que le pâturage génère au sein des communautés végétales de la prairie des patchs de végétation de fonctionnements différents tant en termes de production végétale que de cycle de l'azote. En conséquence, les valeurs moyennes de production et de qualité fourragère à l'échelle des communautés végétales sont susceptibles de ne pas rendre compte de façon satisfaisante de la valeur agronomique réelle de la prairie. En effet, la mosaïque végétale est composée de patchs ras de très bonne qualité fourragère associés à des patchs de plus faible qualité mais très productifs. Ce résultat souligne l'importance de la prise en compte des patrons spatiaux de végétation pour appréhender le fonctionnement global d'un écosystème ainsi que sa valeur agronomique.

2. REPONSES DES MICROORGANISMES AUX ENTREES DE MATIERE ORGANIQUE VERS LE SOL ET DYNAMIQUE DE L'AZOTE

Nous avons pu mettre en évidence que des variations de quantité et de qualité du matériel végétal pouvaient conduire à des significatives variations de taux de minéralisation nette de l'azote du sol (Chapitre IV). En particulier, nous avons mis en évidence que, en dessous d'un certain seuil de qualité de litière végétale, le taux de minéralisation nette de l'azote du sol diminue proportionnellement à l'augmentation des apports de litière. Nous proposons que la stimulation de la minéralisation de l'azote du sol observée le long du gradient de pâturage proviennent d'une régulation par les herbivores des entrées de matière végétale, et en particulier de carbone, vers le sol (Fig. 8.1).

Nos résultats soutiennent l'idée que les microorganismes du sol sont contrôlés par la disponibilité de la ressource (Wardle *et al.*, 2002). La croissance de la biomasse microbienne est généralement limitée par la disponibilité du carbone de la matière organique du sol (Hodge *et al.*, 2000). Dans cette étude, les apports récents de C par la litière végétale conduisent à une stimulation de la croissance et de l'activité microbiennes. Cette importance des flux de carbone

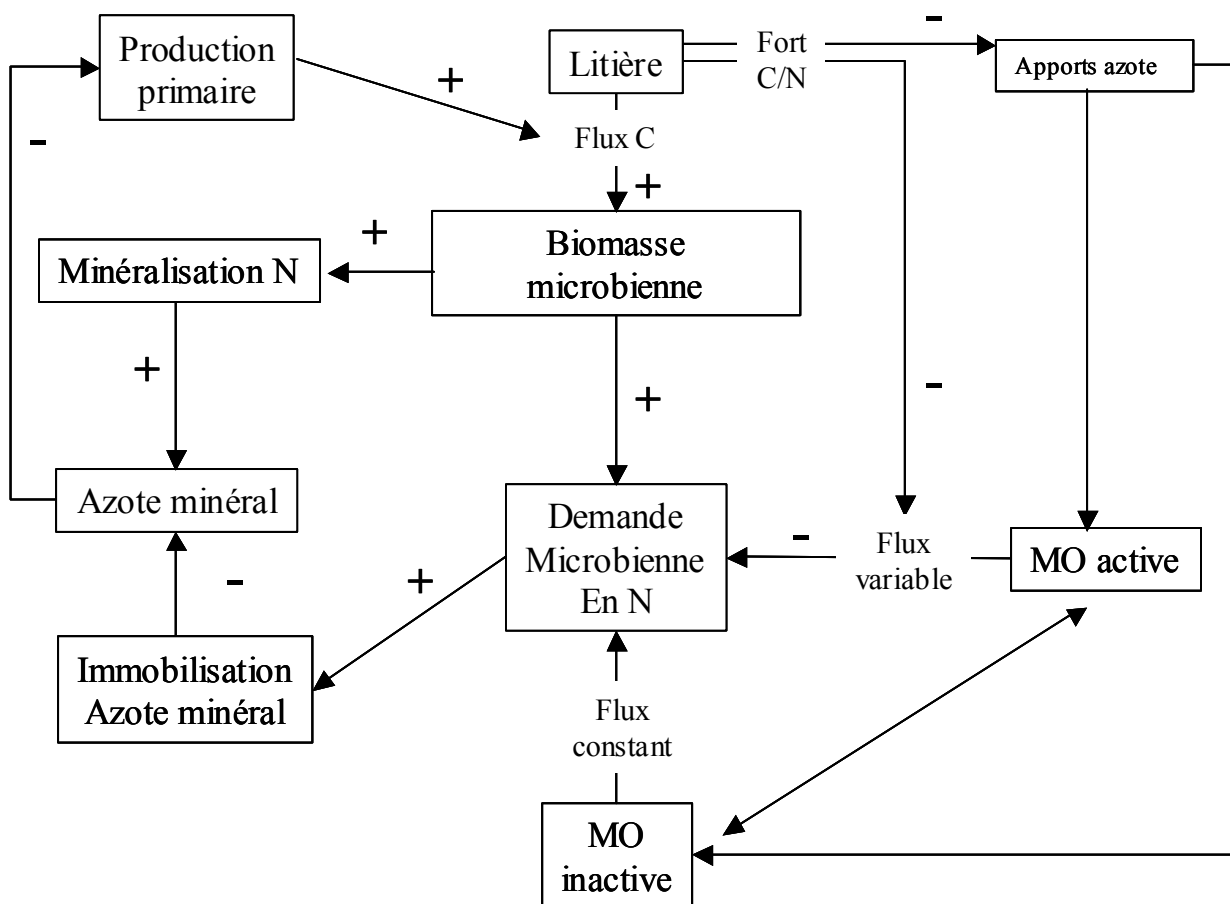


Figure 8.1. Réponses des microorganismes aux entrées de litières végétales. Les apports de C par la litière stimulent la croissance de la biomasse microbienne et stimulent l'activité de minéralisation de l'azote. Simultanément, la croissance microbienne entraîne une demande microbienne en azote. Le fort ratio C/N de la litière conduit à un apport d'azote inférieur aux besoins microbiens et diminue de plus le taux de décomposition de la matière organique. La stimulation de la croissance microbienne aboutit à une immobilisation accrue d'azote minéral, aux dépens de la quantité d'azote minéral disponible pour la production végétale. En conséquent, à ratio C/N constant de la végétation, les flux de C réduisent le taux de minéralisation nette de l'azote, ce qui peut conduire à un feedback négatif entre production végétale et minéralisation nette de l'azote.

pour la croissance des microorganismes soutient l'hypothèse que la biomasse microbienne est contrôlée par la production végétale (Zak *et al.*, 1994).

Différents auteurs ont souligné que les taux de minéralisation brute (Hart *et al.*, 1994) et d'immobilisation brute (Ledgard *et al.*, 1998) de l'azote par les microorganismes du sol étaient généralement très supérieurs au taux de minéralisation nette de l'azote. Cela s'explique par l'existence d'une boucle microbienne (Clarholm, 1985) où les microorganismes obtiennent l'azote en décomposant la matière organique du sol et où l'azote retourne en grande partie à la matière organique du sol à la mort de ces organismes. L'impact de l'augmentation de biomasse microbienne sur les flux nets d'azote minéral, et donc sur la disponibilité en azote minéral pour les plantes, est donc le résultat des modifications relatives de la minéralisation brute comparées aux modifications de l'immobilisation brute.

Nous avons observé que la qualité et la quantité de litière stimulent toutes deux l'activité microbienne. Cette stimulation conduit à une augmentation de l'azote minéral avec une litière de forte qualité chimique (C/N de l'ordre de 11) mais conduit à une diminution de la quantité d'azote minéral avec les deux autres types de litières. Dans ce dernier cas, l'apport de litière stimule relativement plus l'immobilisation que la minéralisation. Cette régulation de la balance entre les fonctions de production et de prélèvement d'azote de la biomasse microbienne en fonction du C/N du substrat est conforme à d'autres études (Nicolardot *et al.*, 2001; Bolger *et al.*, 2003). En effet, la quantité d'azote minéral disponible pour les plantes peut alors être vu comme la quantité d'azote non utilisée par les microorganismes (Kaye et Hart, 1997). L'augmentation de la biomasse microbienne conduit mécaniquement à une augmentation des besoins en azote de cette biomasse. Plus la proportion d'azote contenue dans la litière est faible, comparée à sa proportion de carbone, et plus la biomasse microbienne est susceptible de compléter ses besoins en azote par un prélèvement d'azote minéral qui s'opère au détriment de la quantité d'azote minéral disponible pour les plantes (Hodge *et al.*, 2000).

Cette influence négative des flux de carbone sur le processus de minéralisation nette de l'azote à travers une régulation de l'immobilisation microbienne de l'azote est soutenue par de nombreux travaux (Bazzaz, 1990; Diaz *et al.*, 1993; Gallardo et Schlesinger, 1995; Schaeffer *et al.*, 2003). En stimulant la croissance de la biomasse microbienne, les flux de C conduisent à une augmentation de l'immobilisation de l'azote par les microorganismes et, par conséquent, à une diminution du taux de minéralisation nette.

En comparant la gamme de qualité de litières testées en conditions contrôlées (Chapitre IV) et celle mesurée sur le terrain (Chapitre III), nous concluons que, au sein de la prairie, les flux de C en provenance de la litière doivent stimuler l'immobilisation d'azote par les microorganismes du sol. Nous proposons donc que le pâturage stimule le taux de minéralisation nette de l'azote du sol en réduisant l'accumulation de litière et par conséquent les flux de C vers le sol. A l'instar de Knops *et al.* (2002), il nous apparaît que la qualité des litières végétales affecte les flux nets d'azote minéral avant tout en régulant l'importance du prélèvement d'azote minéral par la biomasse microbienne du sol. Il s'agirait donc plus d'un effet indirect de la qualité de la litière sur les processus du sol, plutôt que d'un effet direct sur la vitesse de la décomposition qui est généralement proposé (Melillo *et al.*, 1982; Taylor *et al.*, 1989; Aerts et de Caluwe, 1997).

Afin de confirmer cette hypothèse, il apparaît cependant nécessaire de pouvoir quantifier, sur le terrain, le taux de décomposition des différentes litières végétales. Dans la prairie, la période hivernale d'inondation est susceptible de favoriser une anaérobie du sol tandis que l'élévation de température estivale est favorable à l'activité microbienne globale. On peut en conséquence s'attendre à de fortes variations des processus microbiens au cours de l'année.

3. CONSEQUENCES FONCTIONNELLES DES MODIFICATIONS DE COMPOSITION SPECIFIQUE

Le long du gradient de pâturage, nous avons mis en évidence une variation des fonctions de la végétation. De façon générale, on constate que l'augmentation de l'intensité de pâturage conduit à une diminution de la production primaire et une augmentation de la qualité de végétation. Nous montrons que l'impact de l'intensité de pâturage sur les fonctions de la végétation provient en grande partie des modifications de composition floristique. Cet impact peut varier selon les communautés. En conséquence, l'amplitude des variations de fonctions de la végétation le long du gradient de pâturage diffère selon les communautés. Le gradient de pâturage entraîne donc une variation des flux de matière végétal vers le sol plus ou moins importante selon les communautés. Nos résultats suggèrent que cette régulation par les herbivores des flux d'éléments au sein de la prairie explique l'impact du pâturage sur les processus du sol.

Les différents patchs de végétation de la prairie pâturée se caractérisent par les différents niveaux d'intensité de pâturage auxquels ils sont soumis, appréciés via la proportion de production primaire consommée. La hiérarchisation des patchs le long du gradient de pâturage, déduite sur la base de la structure de végétation (Loucougaray, 2003) a été confirmée par les mesures de proportion de biomasse consommée dans chacun des patchs (Chapitre I). L'organisation spatiale de la végétation apparaît, de plus, stable après dix ans de suivi de la végétation au sein du dispositif expérimental. Ce résultat est conforme à l'hypothèse selon laquelle les variations d'intensité de pâturage qui ont conduit à la création des patchs persistent et contribuent au maintien de ces patchs (Loucougaray, 2003).

Le long du gradient croissant d'intensité de pâturage, on observe une diminution de la production primaire ainsi qu'une augmentation de la qualité chimique de la végétation au sein des trois communautés végétales (Chapitre III). Diverses études ont reportée une telle diminution de production primaire (Rusch et Oesterheld, 1997; Pucheta *et al.*, 1998; Fahnestock et Detling, 2002) et une augmentation de la qualité de la végétation (Ruess et McNaughton, 1987; Holland et Detling, 1990; Holland *et al.*, 1992) sous l'action du pâturage. Dans cette étude, ces variations de fonctions de la végétation découlent en partie des différences de compositions spécifiques entre les patchs car une partie de ces différences subsistent lorsque ces patchs sont protégés du pâturage durant une saison (Chapitre III)

Pour les trois communautés végétales, l'écart de composition spécifique d'un patch pâturé par rapport à la végétation non pâturée est d'autant plus fort que la pression de pâturage est intense. Cette modification de la composition spécifique avec l'augmentation de pression de pâturage s'opère selon les prédictions faites par Milchunas et Lauenroth (1993). Ces auteurs soulignent qu'en prairie humide, les traits des espèces végétales (e.g. haute taille, investissement en tissu de soutien) correspondent à une adaptation à la compétition pour la lumière et sont opposés aux traits permettant une adaptation au pâturage (e.g. port prostré). Ainsi, de façon générale nous observons que la végétation non pâturée est principalement composée d'espèces productives avec une forte biomasse aérienne. Dans le cas des communautés mésophiles et méso-hygrophiles non pâturées, la végétation présente une biomasse souterraine avec une forte proportion de rhizomes (Chapitre V). Par contraste, le pâturage favorise une végétation avec une forte biomasse de racines fines (Chapitre V). Ces résultats soutiennent l'idée que l'intensification du pâturage conduit à un remplacement des espèces végétales avec une capacité de conservation de l'azote par des espèces avec des capacités d'acquisition de l'azote (Loiseau *et al.*, 2005).

L'importance des variations des fonctions de production primaire et de rapport C/N de la végétation le long du gradient de pâturage semble dépendre en grande partie des variations de composition en terme de types biologiques. La diminution de production primaire apparaît limitée dans la communauté mésophile où les graminées pérennes restent dominantes tout au long du gradient (Chapitres III et V). A l'inverse, cette diminution de production primaire est plus importante dans les communautés méso-hygrophiles et hygrophiles où l'augmentation de l'intensité de pâturage favorise des espèces annuelles et des légumineuses. Les différences de composition spécifique le long du gradient conduisent également à des différences de qualité de la biomasse végétale aérienne, mais de façon variable selon les communautés végétales. L'abondance des espèces fixatrices d'azote (*Trifolium sp.* essentiellement) est visiblement déterminante pour le rapport C/N de la végétation d'un patch. Les variations d'abondance de ces espèces entre les années 2002 (Chapitre III) et 2004 (Chapitre V) dans les patchs mésophiles étudiés apparaissent être à l'origine des différences de qualité moyenne de la biomasse aérienne.

Dans cette étude la modification de composition spécifique liée au pâturage conduit à une diminution des flux de C en provenance de la biomasse aérienne proportionnelle à l'intensité de pâturage. La modification des flux de C en provenance de la biomasse souterraine n'a pas été quantifiée, mais Holland *et al.* (1996) et Paterson *et al.* (2003) rapportent que le pâturage peut conduire à une modifications des efflux racinaires. Nous constatons ici que le pâturage tend à favoriser une végétation avec une plus faible biomasse souterraine dans la communauté méso-hygrophile (Chapitre V) ce qui pourrait conduire à une diminution des flux de C comme suggéré par Holland et Detling (1990).

Le gradient d'intensité de pâturage régule donc les flux de matière au sein de l'écosystème par des effets directs (réduction de litière) et indirects (composition spécifique). Nous avons vu que le taux de minéralisation nette de l'azote des sols était régulé par la quantité des apports de litière. La diminution de production primaire le long du gradient de pâturage peut donc expliquer la stimulation du cycle de l'azote en fonction de l'intensité de pâturage. Nous proposons que l'impact du gradient de pâturage sur les processus du sol dépend de l'amplitude des variations de flux d'éléments liée au pâturage. Ainsi, dans cette étude, ces variations sont importantes au sein de la communauté méso-hygrophile et plus limitées au sein de la communauté mésophile (Chapitre III).

Le pâturage a un impact différent sur les cycles biogéochimiques selon le type d'espèces végétales qu'il favorise. Afin de comprendre l'impact du pâturage sur les flux d'éléments et les cycles biogéochimiques, il apparaît nécessaire de déterminer quels sont les traits des espèces qui ont un effet sur ces cycles (Wardle *et al.*, 1998; Lavorel et Garnier, 2002) et également d'analyser le lien existant entre les traits de réponse au pâturage et les traits d'effets de ces espèces sur les cycles biogéochimiques (Lavorel et Garnier, 2002). La capacité de prédire les espèces, et leur traits d'effets associés, favorisées par le pâturage reste cependant encore délicate (Vesk et Westoby, 2001; Pakeman, 2004). Les traits des espèces favorisées par le pâturage peuvent varier selon différents facteurs environnementaux (Diaz *et al.*, 2001; Adler *et al.*, 2004; del-Val et Crawley, 2005a). Dans ce cadre, il apparaît important d'analyser les variations de traits des espèces le long du gradient de pâturage, au sein des trois communautés végétales de la prairie qui sont soumises à des patrons d'inondation ou de salinité du sol différents (Ansquer, 2002; Bonis *et al.*, 2002).

4. REPONSE DE LA VEGETATION A LA DEFOLIATION

Nous avons mis en évidence des modifications de la production primaire et du ratio C/N de la végétation en réponse à la défoliation. L'impact de l'effet direct de la défoliation varie selon la fréquence de coupe et selon la composition floristique des patchs. Nous avons observé, en particulier, que la défoliation entraînait une réponse de croissance compensatoire pour tous les patchs étudiés. La conséquence de la défoliation sur la production primaire des groupements diffère cependant selon le type de communauté végétale (mésophile ou méso-hygrophile) et selon l'histoire de pâturage des patchs de ces communautés. Nous proposons que la communauté mésophile présente une réponse au pâturage de type tolérance tandis que la communauté méso-hygrophile présente plutôt une réponse de type évitement (Fig. 8.2).

La défoliation conduit à une modification des fonctions de la végétation de production et de qualité de biomasse végétale après deux mois d'expérimentation. Certaines de ces réponses fonctionnelles sont communes à tous les patchs. Ainsi, nous avons montré que la défoliation conduisait invariablement à une stimulation du taux de croissance ainsi qu'à une diminution du ratio C/N des six groupements testés (Chapitre V) quelle que soit leur composition spécifique. Ce résultat soutient l'idée que ces réponses sont communes à une grande majorité d'espèces végétales (Ferraro et Oesterheld, 2002) de types biologiques variés. La stimulation du taux de croissance peut être interprétée comme une réponse physiologique visant à compenser les pertes

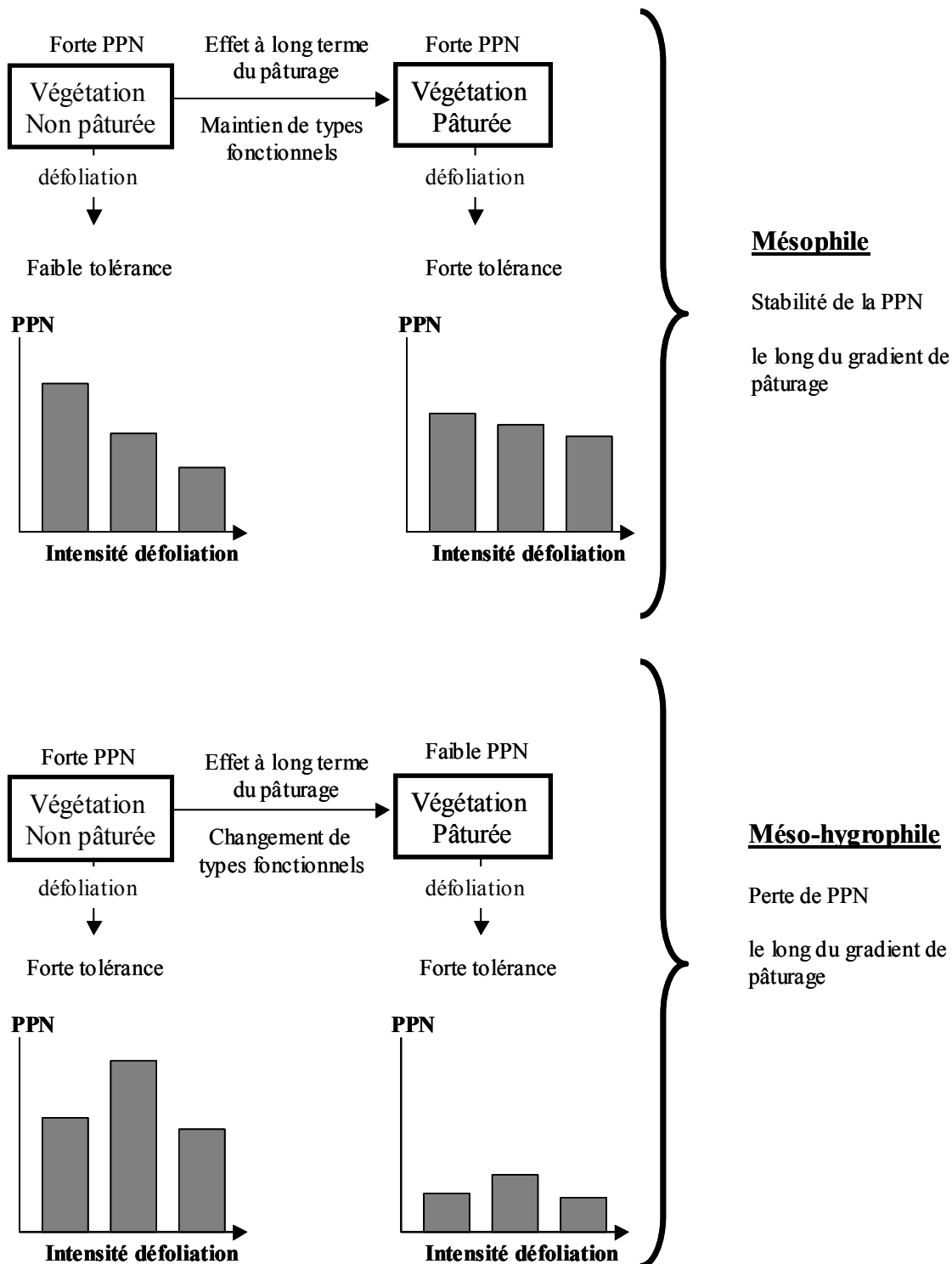


Figure 8.2. Impact du gradient d'intensité de pâturage sur la production primaire : deux scénarii différents selon les communautés végétales. Dans le mésophile, l'effet à long terme ne modifie pas les types fonctionnels de plantes dominantes et a un effet négatif faible sur la production primaire. Cet effet à long terme favorise une végétation plus tolérante à la défoliation. Il en résulte une diminution de production primaire faible dans le mésophile le long du gradient de pâturage. Dans le méso-hygrophile, l'effet à long terme modifie profondément les types fonctionnels dominants et a un effet négatif fort sur le production primaire. La végétation favorisée par le pâturage tolère bien la défoliation mais est peu productive. Il en résulte une diminution de production primaire forte dans le méso-hygrophile le long du gradient de pâturage.

de biomasse due à la défoliation (Detling et Painter, 1983; del-Val et Crawley, 2005b). La diminution du rapport C/N est probablement liée au phénomène de rajeunissement des tissus suite à la défoliation (McNaughton, 1985), cependant en conditions naturelles (Chapitre II), la réponse au pâturage en terme de C/N apparaît très contrastée selon les patchs de végétation.

Cette réponse fonctionnelle est modulée par la fréquence de coupe. La stimulation du taux de croissance permet aux espèces végétales de compenser, au moins partiellement, les pertes de biomasse dues aux prélèvements par l'herbivore. Différents auteurs ont reporté que le phénomène de compensation était optimisé pour des intensités intermédiaires de pâturage (Dyer et Bokhari, 1976; Hilbert *et al.*, 1981; McNaughton, 1985; Dyer *et al.*, 1993). Dans cette étude, c'est avec une faible fréquence de coupe que le taux de croissance est le plus élevé. Hamilton *et al.* (1998) soulignent néanmoins que cette compensation nécessite un certain niveau de ressource en azote du sol. Les résultats obtenus dans cette étude suggèrent que l'impact positif du pâturage sur le cycle de l'azote puisse favoriser la réponse de croissance compensatoire de la végétation pâturée.

La croissance compensatoire de la végétation défoliée permet d'envisager que le pâturage puisse stimuler la production primaire (Dyer *et al.*, 1993; Painter et Belsky, 1993; Turner *et al.*, 1993). Nous observons cependant ici que la stimulation du taux de croissance de la végétation ne correspond pas forcément à une stimulation de la production primaire ainsi que le soulignent Hilbert *et al.* (1981). Ainsi, la production primaire est stimulée par la coupe dans le méso-hygrophile alors que ce n'est pas le cas dans le mésophile (Chapitre V). L'impact de la fréquence de coupe sur la production primaire dépend de la composition floristique des patchs ce qui est probablement lié au fait que les espèces végétales présentent des réponses fonctionnelles variées à la coupe (Guitian et Bardgett, 2000). L'influence de la composition spécifique intervient à deux niveaux : la composition floristique associée à chacune des deux communautés étudiées (mésophile et méso-hygrophile) et la composition floristique associée à l'histoire de pâturage des patchs au sein de chaque communauté (i.e. l'intensité de pâturage à laquelle ils sont habituellement soumis) (McIntire et Hik, 2005).

Pour tous les groupements méso-hygrophiles, la défoliation conduit à une stimulation de la production primaire comparée à la végétation non défoliée, tandis que dans le mésophile les patchs réalisent une production inférieure à égale à celle de la végétation non défoliée. Cet effet est probablement lié principalement à la présence de l'espèce *Juncus gerardi* dans les patchs

méso-hygrophiles (*Obs. Pers.*). Dans les patchs où cette espèce est dominante, la stimulation de la production primaire semble se réaliser au détriment de la biomasse souterraine. Turner *et al.* (1993) ont montré qu'un pâturage régulier pouvait empêcher une stimulation de la production primaire lorsqu'il empêche la constitution de réserves par les plantes.

Dans la communauté mésophile, la plus forte production primaire après défoliation est réalisée par le patch issu d'une intensité forte de pâturage. Dans ce patch la production primaire est très peu affectée par la défoliation. Ce résultat de la communauté mésophile soutient l'hypothèse de del-Val et Crawley (2005a) selon laquelle la tolérance au pâturage, par la compensation des pertes de tissus, est la stratégie majeure de survie des espèces végétales quand elles sont soumises à une herbivorie récurrente. Le schéma observé pour les différents patchs de la communauté méso-hygrophile est différent. La plus forte production primaire après défoliation y est réalisée par le patch issu d'une intensité faible de pâturage tandis que le patch issu d'une forte intensité de pâturage a une faible production primaire. Au sein de cette communauté, la tolérance au pâturage ne semble pas être la stratégie dominante des espèces végétales et la présence de nombreuses espèces à port prostré ou en rosettes suggère une stratégie d'évitement du pâturage.

A l'échelle de la prairie, l'existence de deux types de réponse au pâturage des communautés végétales conduit à une évolution des fonctions de la végétation en fonction de l'intensité du pâturage radicalement différente. L'interaction entre la modification de composition floristique liée à l'histoire de pâturage et la réponse à la défoliation conduit à observer une relative stabilité des fonctions de production végétale le long du gradient de pâturage au sein de la communauté mésophile alors que la production primaire diminue fortement le long de ce gradient au sein de la communauté méso-hygrophile. (Chapitres III et V). Cet impact, contrasté d'une communauté à l'autre, du pâturage sur les fonctions des communautés végétales souligne le rôle joué par les espèces dominantes (Grime, 1998; Loreau, 2000) et leurs traits fonctionnels associés (Hooper et Vitousek, 1997).

Le modèle biologique constitué par le dispositif expérimental des Magnils-Reigniers présente la particularité d'offrir trois communautés végétales soumises à un gradient de pâturage similaire, dans un même contexte climatique. L'étude de l'impact de différents facteurs environnementaux, tels que les patrons d'inondation et de salinité du sol, sur les différentes stratégies de réponses au pâturage développées par les plantes pourrait permettre d'approfondir les connaissances sur les mécanismes conduisant à la stabilité ou à la modification des fonctions des communautés végétale en fonction d'un gradient de perturbation.

5. CONCLUSIONS

Ce travail de thèse a permis de décrire les conséquences des interactions entre herbivores, végétation et sol sur le fonctionnement de la prairie le long d'un gradient d'intensité de pâturage. De façon générale, on observe le long de ce gradient d'intensité de pâturage, une diminution de la production primaire associée à une augmentation de la qualité de végétation. Cette relation entre l'intensité de pâturage découle de deux mécanismes principaux. L'effet à long terme du pâturage influence la composition floristique de la végétation et se répercute sur les fonctions de la végétation. En situation pâturée, ces fonctions de la végétation sont modulées par une réponse de la végétation à la coupe : cette réponse est caractéristique de chaque composition floristique. L'interaction entre l'intensité de pâturage et la végétation détermine la qualité et la quantité des entrées de matière organique vers le sol et conduit à un impact sur le processus de minéralisation nette de l'azote. En conséquence, l'impact du gradient de pâturage sur le processus de minéralisation nette de l'azote du sol varie selon les communautés végétales. En particulier, la quantité de carbone en provenance de la végétation apparaît soutenir la croissance microbienne et le taux d'immobilisation de l'azote par les microorganismes et détermine par conséquent en partie la quantité d'azote minéral disponible pour la végétation.

Ce lien entre les fonctions de la végétation et les processus du sol conduit à une hétérogénéité spatiale des processus fonctionnels de la prairie en lien avec l'hétérogénéité de la végétation. Les variations spatiales du pâturage conduisent à la coexistence de patches de végétation productive associés à un cycle lent de l'azote et de patches de végétation très pâturés mais peu productifs avec un cycle rapide de l'azote.

Nous avons pu mettre en évidence les relations existant entre l'intensité de pâturage exercée sur un patch de végétation, la structure et les fonctions de la végétation d'un patch et les processus microbiens du sol. Ce résultat nous a permis d'analyser l'impact d'un gradient de perturbation sur les processus fonctionnels d'une communauté végétale. La stabilité ou la modifications des fonctions de production primaire et de qualité de végétation le long du gradient de pâturage conditionne l'impact du pâturage sur les cycles biogéochimiques. Ainsi, au sein de la prairie, les fonctions de la végétation et la minéralisation de l'azote varient fortement le long du gradient de pâturage au sein de la communauté végétale méso-hygrophile tandis que ces variations sont plus limitées au sein de la communauté mésophile.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adam, G., Duncan, H., 2001. Development of a sensitive and rapid method for the measurement of total microbial activity using fluorescein diacetate (FDA) in a range of soils. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 943-951.
- Adler, P. B., Milchunas, D. G., Lauenroth, W. K., Sala, O. E., Burke, I. C., 2004. Functional traits of graminoids in sem-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41, 653-663.
- Adler, P. B., Raff, D. A., Lauenroth, W. K., 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128, 465-479.
- Aerts, R., de Caluwe, H., 1997. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology* 78, 244-260.
- Amiaud, B. 1998. *Dynamique végétale d'un écosystème prairial soumis à différentes modalités de pâturage. Exemple des communaux du Marais Poitevin*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, 318 pp.
- Amiaud, B., Bouzillé, J.-B., Tournade, F., Bonis, A., 1998. Spatial patterns of soil salinities in old embanked marshlands in western France. *Wetlands* 18, 482-494.
- Anonymous, 1998. Minitab. Minitab, State College, PA,
- Ansquer, P., 2002. *Traits biologiques et réponses des plantes au pâturage: étude d'une prairie humide du Marais Poitevin*. Rapport de DEA, Eco-Ethologie Evolutive; Université de Rennes 1, 29 p.
- Bakker, E. S., Olff H., Boekhoff M., Gleichman J. M., Berendse F., 2004. Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. *Oecologia* 138, 91-101.
- Bakker, J. P., 1998. The impact of grazing on plant communities. In: WallisDeVries, M. F., Bakker, J. P. and Van Wieren, S. E. (eds), *Grazing and conservation management*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, pp. 137-184.
- Barbier, S., 2002. *Quelques éléments sur la dynamique végétale en prairie naturelle humide pâturée (Marais Poitevin): répartition spatiale des fèces des grands herbivores, pâturage par les invertébrés et structure du mat racinaire*. Rapport de Licence, Université de Rennes 1, 27p.
- Bardgett, R. D., Shine, A., 1999. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 317-321.
- Bardgett, R. D., Wardle, D. A., Yeates, G. W., 1998. Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 1867-1878.
- Baron, V. S., Mapfumo, E., Dick, A. C., Naeth, M. A., Okine, E. K., Chanasyk, D. S., 2002. Grazing intensity impacts on pasture carbon and nitrogen flow. *Journal of Range Management* 55, 535-541.
- Barrett, J. E., Burke, I. C., 2000. Potential nitrogen immobilization in grassland soils across a soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1707-1716.
- Bazzaz, F. A., 1990. The response of natural ecosystem to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecology and Systematic* 21, 167-196.
- Belsky, A. J., 1986. Does herbivores benefits plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127, 870-892.
- Belsky, A. J., Carson, W. P., Jensen, C. L., Fox, G. A., 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology* 7, 109-121.

- Bending, G. D., Turner, M. K., Burns, I. G., 1998. Fate of nitrogen from crop residues as affected by biochemical quality and the microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 2055-2065.
- Berendse, F., 1999. Implications of increased litter production for plant biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 4-5.
- Berendse, F., Schmitz, M., de Visser, W., 1994. Experimental manipulation of succession in heathland ecosystems. *Oecologia* 100, 38-44.
- Bolger, T. P., Angus, J. F., Peoples, M. B., 2003. Comparison of nitrogen mineralisation patterns from root residues of *Trifolium subterraneum* and *Medicago sativa*. *Biology and Fertility of soils* 38, 296-300.
- Bonis, A., Bouzillé, J.-B., Amiaud, B., Loucougaray, G., 2005. Plant community patterns in old embanked grasslands and the survival of the halophytic flora. *Flora* 200, 74-87.
- Bonis, A., Bouzillé, J.-B., Loucougaray, G., Rossignol, N., Ansquer, P., Celle, J., 2002. Traits as synthetic response of species and communities to grazing? *In: Durand, J. L., Emile, J.-C., Huyghe, C. and Lemaire, G. (eds), In Multi-function grasslands, Grassland Science in Europe, Vol. 7, pp. 768-769.*
- Bouzillé, J.-B. 1992. *Structure et dynamique des paysages, des communautés et des populations végétales des marais de l'ouest*. Thèse d'état, spécialité écologie. Université de Rennes1.
- Bouzillé, J.-B., Tournade, F., 1994. Blocage séculaire d'une succession végétale dans les marais de l'ouest de la France. *Cr. Acad. Sc. III-vie* 317, 571-574.
- Briske, D. D., 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. *In: Hodgson, J. and Illius, A. W. (eds), The Ecology and management of Grazing Systems. CAB International, Wallingford, UK, pp. 37-68.*
- Brookes, P. C., Landman, A., Pruden, G., Jenkinson, D. S., 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 17, 837-842.
- Bullock, J. M., Franklin, J., Stevenson, M. J., Silvertown, J., Coulson, S. J., Gregory, S. J., Tofts, R., 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* 38, 253-267.
- Burke, I. C., Lauenroth, W. K., Vinton, M. A., Hook, P. B., Kelly, R. H., Epstein, H. E., Aguiar, M. R., Robles, M. D., Aguilera, M. O., Murphy, K. L., Gill, R. A., 1998. Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry* 42, 121-143.
- Busso, C. A., Briske, D. D., Olalde-Portugal, V., 2001. Root traits associated with nutrient exploitation following defoliation in three coexisting perennial grasses in a semi-arid savanna. *Oikos* 93.
- Cebrian, J., 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *The American Naturalist* 154, 449-468.
- Chapin, F. S. I., 1991. Integrated responses of plants to stress (a centralized system of physiological responses). *Biosciences* 41, 29-36.
- Clarholm, M., 1985. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biology and Biochemistry* 17, 181-187.
- Conant, R. T., 2002. Grazer-dominated ecosystems. *In: Encyclopedia of Life Sciences. Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group.*
- Coupland, R. T., 1993. Approach and generalizations. *In: Coupland, R. T. (ed), Natural grasslands: introduction and western helisphere. Elsevier, Amsterdam, pp. 1-6.*
- Craine, J. M., Wedin, D. A., Chapin, F. S. I., 1999. Predominance of ecophysiological controls on soil CO₂ flux in a Minnesota grassland. *Plant and Soil* 207, 77-86.
- Dai, X., 2000. Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 11, 715-724.

- de Mazancourt, C., Loreau, M., 2000. Effect of herbivory and plant species replacement on primary production. *The American Naturalist* 155, 735-754.
- de Mazancourt, C., Loreau, M., Abbadie, L., 1998. Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology* 79, 2242-2252.
- del-Val, E., Crawley, M. J., 2005a. Are grazing increaser species better tolerators than decreasers? An experimental assessment of defoliation tolerance in eight British grassland species. *Journal of Ecology* 93, 1005-1016.
- del-Val, E., Crawley, M. J., 2005b. What limits herb biomass in grasslands: competition or herbivory? *Oecologia* 142, 202-211.
- Detling, J. K., Painter, E. L., 1983. Defoliation responses of western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia* 57, 65-71.
- Diaz, S., Symstad, A. J., Chapin, F. S. I., Wardle, D. A., Huenneke, L. F., 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 140-146.
- Diaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 646-655.
- Diaz, S., Noy-Meir, I., Cabido, M., 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38, 497-508.
- Diaz, S., Grime, J. P., Harris, J., McPherson, E., 1993. Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. *Nature* 364, 616-617.
- Dyer, M. I., Turner, C. L., Seastedt, T. R., 1993. Herbivory and its consequences. *Ecological Applications* 3, 10-16.
- Dyer, M. I., DeAngelis, D. L., Post, W. M., 1986. A model of herbivore feedback on plant productivity. *Mathematical Biosciences* 79, 171-184.
- Dyer, M. I., Bokhari, U. G., 1976. Plant-animal interactions: studies of the effects of grasshopper grazing on blue grama grass. *Ecology* 57, 762-772.
- Eno, C., 1960. Nitrate production in the field by incubating the soil in polyethylene bags. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 24, 277-279.
- Epstein, H. E., Burke, I. C., Mosier, A. R., 2001. Plant effects on nitrogen retention in shortgrass steppe 2 years after ¹⁵N addition. *Oecologia* 128, 422-430.
- Fahnestock, J. T., Detling, J. K., 2002. Bison-prairie dog-plant interactions in a North American mixed-grass prairie. *Oecologia* 132, 86-95.
- Ferraro, D. O., Oesterheld, M., 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98, 125-133.
- Finzi, A. C., Canham, C. D., 1998. Non-additive effects of litter mixtures on net N mineralization in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management* 105, 129-136.
- Fleurance, G., Duncan, P., Mallevaud, B., 2001. Daily intake and the selection of feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands. *Animal Research* 50, 149-156.
- Frank, D. A., Groffman, P. M., Evans, R. D., Tracy, B. F., 2000. Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia* 123, 116-121.
- Frank, D. A., Groffman, P. M., 1998. Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology* 79, 2229-2241.
- Frank, D. A., Evans, R. D., 1997. Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellowstone National Park. *Ecology* 78, 2238-2248.
- Gallardo, A., Schlesinger, W. H., 1995. Factors determining soil microbial biomass and nutrient immobilization in desert soils. *Biogeochemistry* 28, 55-68.
- Garcia, F., Carrère, P., Soussana, J.-F., Baumont, R., 2003. How do severity and frequency of grazing affect sward characteristics and the choices of sheep during the grazing season? *Grass and Forage Science* 58, 138-150.
- Georgiadis, N. J., Ruess, R. W., McNaughton, S. J., Western, D., 1989. Ecological conditions that determine when grazing stimulates grass production. *Oecologia* 81, 316-322.

- Gibb, M. J., Ridout, M. S., 1988. Application of double normal frequency distributions fitted to measurements of sward height. *Grass and Forage Science* 43, 131-136.
- Gibb, M. J., Ridout, M. S., 1986. The fitting of frequency distributions to height measurements on grazed swards. *Grass and Forage Science* 41, 247-249.
- Green, V. S., Stott, D. E., Diack, M., 2005. Assay for fluorescein diacetate hydrolytic activity: Optimization for soil samples. *Soil Biology and Biochemistry* in press.
- Green, R. A., Detling, J. K., 2000. Defoliation-induced enhancement of total aboveground nitrogen yield of grasses. *Oikos* 91, 280-284.
- Grime, J. P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902-910.
- Guitian, R., Bardgett, R. D., 2000. Plant and soil microbial responses to defoliation in temperate semi-natural grassland. *Plant and Soil* 220, 271-277.
- Hairston, N. G., Smith, F. E., Slobodkin, L. B., 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* 94, 421-425.
- Hamilton, E. W. I., Frank, D. A., 2001. Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from a grazing tolerant grass. *Ecology* 82, 2397-2402.
- Hamilton, E. W. I., Giovannini, M. S., Moses, S. A., Coleman, J. S., McNaughton, S. J., 1998. Biomass and mineral element responses of a Serengeti short-grass species to nitrogen supply and defoliation: compensation requires a critical [N]. *Oecologia* 116, 407-418.
- Hart, S. C., Nason, G. E., Myrold, D. D., Perry, D. A., 1994. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75, 880-891.
- Hartnett, D. C., 1989. Density- and growth stage-dependent responses to defoliation in two rhizomatous grasses. *Oecologia* 80, 414-420.
- Hatch, D. J., Lovell, R. D., Antil, R. S., Jarvis, S. C., Owen, P. M., 2000. Nitrogen mineralization and microbial activity in permanent pastures amended with nitrogen fertilizer or dung. *Biology and Fertility of soils* 30, 288-293.
- Hayes, G. F., Holl, K. D., 2003. Cattle grazing impact on annual forbs and vegetation composition of mesic grasslands in California. *Conservation Biology* 17, 1694-1702.
- Hendon, B. C., Briske, D. D., 2002. Relative herbivory tolerance and competitive ability in two dominant : subordinate pairs of perennial grasses in a native grassland. *Plant Ecology* 160, 43-51.
- Henriksen, T. M., Breland, T. A., 1999. Evaluation of criteria for describing crop residue degradability in a model of carbon and nitrogen turnover in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1135-1149.
- Hilbert, D. W., Swift, D. M., Detling, J. K., Dyer, M. I., 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51, 14-18.
- Hobbie, S. E., 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 336-339.
- Hobbs, N. T., Schimel, D. S., Owensby, C. E., Ojima, D. S., 1991. Fire and grazing in the tallgrass prairie: contingency effect on nitrogen budgets. *Ecology* 72, 1374-1382.
- Hodge, A., Robinson, D., Fitter, A., 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? *Trends in Plant Science* 5, 304-308.
- Holland, E. A., Parton, W. J., Detling, J. K., Coppock, D. L., 1992. Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *The American Naturalist* 140, 685-706.
- Holland, E. A., Detling, J. K., 1990. Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. *Ecology* 71, 1040-1049.
- Holland, J. N., Cheng, W., Crossley, D. A. J., 1996. Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia* 107, 87-94.

- Hooper, D. U., Chapin, F. S. I., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., Wardle, D. A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3-35.
- Hooper, D. U., Dukes, J. S., 2004. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters* 7, 95-105.
- Hooper, D. U., Vitousek, P. M., 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68, 121-149.
- Hooper, D. U., Vitousek, P. M., 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277, 1302-1305.
- Hungate, B. A., Chapin, F. S. I., Zhong, H., Holland, E. A., Field, C. B., 1997. Stimulation of grassland nitrogen cycling under carbon dioxide enrichment. *Oecologia* 109, 149-153.
- Huntly, N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22, 477-503.
- Huntly, N. J., 1987. Influence of refuting consumers (Pikas: *Ochotona princeps*) on subalpine meadow vegetation. *Ecology* 68, 274-283.
- Jaramillo, V. J., Detling, J. K., 1992. Small-scale grazing in a semi-arid North American grassland. I. Tillering, N uptake, and retranslocation in simulated urines patches. *Journal of Applied Ecology* 29, 1-8.
- Jonasson, S., Michelsen, A., Schmidt, I. K., 1999. Coupling of nutrient cycling and carbon dynamics in the Arctic, integration of soil microbial and plant processes. *Applied Soil Ecology* 11, 135-146.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., editors. 1995. *Linking species and ecosystems*. Chapman & Hall, New York.
- Kaye, J. P., Hart, S. C., 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology and Evolution* 12, 139-142.
- Keeney, D. R., Nelson, D. W., 1982. Nitrogen-inorganic forms. *In*: Page, H. L., Moller, R. H. and Keeney D R (eds), *Methods of soil analysis: Part 2: Chemical and Microbiological Properties*. 2nd ed. American Society of Agronomy/Soil Science Society of American, Madison, pp. 676-682.
- Kinzig, A. P., Pacala, S. W., Tilman, D., editors. 2001. *The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Knops, J. M. H., Bradley, K. L., Wedin, D. A., 2002. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters* 5, 454-466.
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545-556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T. D. A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12, 474-478.
- Ledgard, S. F., Jarvis, S. C., Hatch, D. J., 1998. Short-term nitrogen fluxes in grassland soils under different long-term nitrogen management regimes. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 1233-1241.
- Loiseau, P., Louault, F., Le Roux, X., Bardy, M., 2005. Does extensification of rich grasslands alter the C and N cycles, directly or via species composition? *Basic and Applied Ecology* 6, 275-287.
- Loreau, M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 3-17.
- Loreau, M., 1995. Consumers as maximisers of matter and energy flow in ecosystems. *The American Naturalist* 145, 22-42.

- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., editors. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, Oxford.
- Loucoulgaray, G. 2003. *Régimes de pâturage et hétérogénéité de la structure et du fonctionnement de la végétation prairiale (Marais Poitevin)*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, 309 p.
- Loucoulgaray, G., Bonis, A., Bouzillé, J.-B., 2004. Effects of grazing by horses and / or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological Conservation* 116, 59-71.
- Marriot, C. A., Bolton, G. R., Fisher, J. M., Hood, K., 2005. Short-term changes in soil nutrients and vegetation biomass and nutrient content following the introduction of extensive management in upland sown swards in Scotland, UK. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106, 331-344.
- McIntire, E. J. B., Hik, D. S., 2005. Influences of chronic and current season grazing by collared pikas on above-ground biomass and species richness in subarctic alpine meadows. *Oecologia* 145, 288-297.
- McIntire, E. J. B., Hik, D. S., 2002. Grazing history versus current grazing: leaf demography and compensatory growth of three alpine plants in response to a native herbivore (*Ochotona collaris*). *Journal of Ecology* 90, 348-359.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Tremont, R. M., 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous. *Journal of Ecology* 83, 31-44.
- McNaughton, S. J., Banyikwa, F. F., McNaughton, M. M., 1997. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science* 278, 1798-1800.
- McNaughton, S. J., Milchunas, D. G., Frank, D. A., 1996. How can net primary productivity be measured in grazing ecosystems? *Ecology* 77, 974-977.
- McNaughton, S. J., 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 55, 259-294.
- Melillo, J. M., Aber, J. D., Muratore, J. F., 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63, 621-626.
- Ménard, C. 1999. *Etude comparée du comportement alimentaire des chevaux et des bovins en pâturage extensif*. Mémoire de DEA, Université de Rennes1, France.
- Ménard, C., Duncan, P., Fleurance, G., Georges, J.-Y., Lila, M., 2002. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. *Journal of Applied Ecology* 39, 120-133.
- Mikola, J., Barker, G. M., Wardle, D. A., 2000. Linking above-ground and below-ground effects in autotrophic microcosms: effects of shading and defoliation on plant and soil properties. *Oikos* 89, 577-587.
- Milchunas, D. G., Mosier, A. R., Morgan, J. A., LeCain, D. R., King, J. Y., Nelson, J. A., 2005. Elevated CO₂ and defoliation effects on a shortgrass steppe: forage quality versus quantity for ruminants. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 111, 166-184.
- Milchunas, D. G., Varnamkhasti, A. S., Lauenroth, W. K., Goetz, H., 1995. Forage quality in relation to long-term grazing history, current-year defoliation, and water resource. *Oecologia* 101, 366-374.
- Milchunas, D. G., Lauenroth, W. K., 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63, 327-366.
- Mishra, S., Di, H. J., Cameron, K. C., Monaghan, R., Carran, A., 2005. Gross nitrogen mineralisation rates in pastoral soils and their relationships with organic nitrogen fractions, microbial biomass and protease activity under glasshouse conditions. *Biology and Fertility of soils* 42, 45-53.
- Moretto, A. S., Distel, R. A., Didoné, N. G., 2001. Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology* 18, 31-37.

- Naeem, S., Thompson L. J., Lawler S. P., Lawton J. H., Woodfin R. M., 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 734-736.
- Nicolardot, B., Recous, S., Mary, B., 2001. Simulation of C and N mineralisation during crop residue decomposition: A simple dynamic model based on the C:N ratio of the residues. *Plant and Soil* 228, 83-103.
- Noy-Meir, I., Gutman, M., Kaplan, Y., 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77, 290-310.
- Oesterheld, M., 1992. Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia* 92, 313-316.
- Oesterheld, M., McNaughton, S. J., 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85, 305-313.
- Oksanen, L., 1990. Predation, herbivory, and plant strategies along gradients of primary productivity. In: Grace, J. and Tilman, D. (eds), *Perspective on plant competition*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 445-474.
- Oksanen, L., Fretwell, S. D., Aruda, J., Niemela, P., 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist* 131, 424-444.
- Olf, H., Ritchie, M. E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 261-265.
- Olofsson, J., Oksanen, L., 2002. Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. *Oikos* 96, 507-515.
- Olofsson, J., Kitt, H., Rautiainen, P., Stark, S., Oksanen, L., 2001. Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling. *Ecography* 24, 13-24.
- Osem, Y., Perevolotsky, A., Kigel, J., 2004. Site productivity and plant size explain the response of annual species to grazing exclusion in a Mediterranean semi-arid rangeland. *Journal of Ecology* 92, 297-309.
- Painter, E. L., Belsky, A. J., 1993. Application of herbivore optimization theory to rangelands of the western United States. *Ecological Applications* 3, 2-9.
- Pakeman, R. J., 2004. Consistency of plant species and traits responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology* 92, 893-905.
- Pastor, J., Cohen, Y., 1997. Herbivores, the functional diversity of plant species, and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theoretical Population Biology*.
- Pastor, J., Dewy, B., Naiman, R. J., McInnes, P. F., Cohen, Y., 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology* 74, 467-480.
- Paterson, E., Thornton, B., Sim, A., Pratt, S., 2003. Effects of defoliation and atmospheric CO₂ depletion on nitrate acquisition, and exudation of organic compounds by roots of *Festuca rubra*. *Plant and Soil* 250, 293-305.
- Pavlù, V., Hejman, M., Pavlù, L., Gaisler, J., Nežerková, 2006. Effect of continuous grazing on forage quality, quantity and animal performance. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113, 349-355.
- Polley, H. W., Detling, J. K., 1989. Defoliation, nitrogen and competition: effects on plant growth and nitrogen nutrition. *Ecology* 70, 721-727.
- Polley, H. W., Detling, J. K., 1988. Herbivory tolerance of *Agropyron smithii* populations with different grazing histories. *Oecologia* 77, 261-267.
- Pucheta, E., Cabido, M., Diaz, S., Funes, G., 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica* 19, 97-105.
- Ritchie, M. E., Tilman, D., Knops, J. M. H., 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79, 165-177.

- Rook, A. J., Dumont, B., Isselstein, J., Osoro, K., WallisDeVries, M. F., Parente, G., Mills, J., 2004. Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures - a review. *Biological Conservation* 119, 137-150.
- Rossignol, N., Bonis, A., Bouzillé, J.-B., 2006. Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. *Applied Soil Ecology* 31, 62-72.
- Ruess, R. W., McNaughton, S. J., 1987. Grazing and the dynamics of nutrient and energy regulated by microbial processes in the Serengeti grasslands. *Oikos* 49, 101-110.
- Rusch, G. M., Oesterheld, M., 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78, 519-526.
- Sariyildiz, T., Anderson, J. M., 2003. Interactions between litter quality, decomposition and soil fertility: a laboratory study. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 391-399.
- Schaeffer, S. M., Billings, S. A., Evans, R. D., 2003. Responses of soil nitrogen dynamics in a Mojave Desert ecosystem to manipulations in soil carbon and nitrogen availability. *Oecologia* 134, 547-553.
- Schimel, D. S., Coleman, D. C., Horton, K. A., 1985. Soil organic matter dynamics in paired rangeland and cropland toposequences in North Dakota. *Geoderma* 36, 201-214.
- Schnürer, J., Rosswall, T., 1982. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of total microbial activity in soil and litter. *Applied and Environmental Microbiology* 6, 1256-1261.
- Scott, N. A., Binkley, D., 1997. Foliage litter quality and annual net N mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia* 111, 151-159.
- Seagle, S. W., McNaughton, S. J., Ruess, R. W., 1992. Simulated effects of grazing on soil nitrogen and mineralization in contrasting Serengeti grasslands. *Ecology* 73, 1105-1123.
- Semmartin, M., Aguiar, M. R., Distel, R. A., Moretto, A. S., Ghersa, C. M., 2004. Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos* 107, 148-160.
- Semmartin, M., Oesterheld, M., 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. *Oecologia* 126, 225-230.
- Shiyomi, M., Takahashi, S., Kirita, H., 2000. Roles of plant biomass and vegetational heterogeneity and energy-matter cycling in grassland sustainability. *Ecological Modelling* 132, 135-149.
- Shiyomi, M., Okada, M., Takahashi, S., Tang, Y., 1998. Spatial pattern changes in aboveground plant biomass in a grazing pasture. *Ecological Research* 13, 313-322.
- Simon, J. C., Jacquet, A., Decau, M. L., Goulas, E., Le Dily, F., 2004. Influence of cutting frequency on the morphology and the C and N reserve status of two cultivars of white clover (*Trifolium repens* L.). *European Journal of Agronomy* 20, 341-350.
- Singer, F. J., Schoenecker, K. A., 2003. Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management* 181, 189-204.
- Sirotnak, J. M., Huntly, N. J., 2000. Direct and indirect effects of herbivores on nitrogen dynamics: voles in riparian areas. *Ecology* 81, 78-87.
- Stark, S., Grellmann, D., 2002. Soil microbial responses to herbivory in an arctic tundra heath at two levels of nutrient availability. *Ecology* 83, 2736-2744.
- Stark, S., Strömmer, R., Tuomi, J., 2002. Reindeer grazing and soil microbial processes in two suboceanic and two subcontinental tundra heaths. *Oikos* 97, 69-78.
- Swift, M. J., Andren, O., Brussaard, L., Briones, M., Couteaux, M.-M., Ekschmitt, K., Kjoller, A., Loiseau, P., Smith, P., 1998. Global change, soil biodiversity, and nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: three case studies. *Global Change Biology* 4, 729-743.
- Taylor, B. R., Parkinson, D., Parsons, W. F., 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology* 70, 97-104.

- Taylor, J. P., Wilson, B., Mills, M. S., Burns, R. G., 2002. Comparison of microbial numbers and enzymatic activities in surface soils and subsoils using various techniques. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 387-401.
- Tilman, D., 1999. Diversity and production in European grasslands. *Science* 286, 1099-1100.
- Tournade, F. 1993. *Les prairies naturelles humides communales du Marais Poitevin. Organisation, fonctionnement & génèse d'un agro-écosystème*. Thèse de l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes (ENSAR).
- Tracy, B. F., Frank, D. A., 1998. Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem: Yellowstone National Park. *Oecologia* 114, 556-562.
- Turner, C. L., Seastedt, T. R., Dyer, M. I., 1993. Maximization of aboveground grassland production: the role of defoliation frequency, intensity, and history. *Ecological Applications* 3, 175-186.
- van der Krift, T., Berendse, F., 2001. The effects of plant species on soil nitrogen mineralization. *Journal of Ecology*, 555-561.
- Van Wijnen, H. J., Wal, R. v. d., Bakker, J. P., 1999. The impact of herbivores on nitrogen mineralization rate: consequences for salt-marsh succession. *Oecologia* 118, 225-231.
- Vesk, P. A., Westoby, M., 2001. Predicting plant species' responses to grazing. *Journal of Applied Ecology* 38, 897-909.
- Vitousek, P. M., 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119, 553-572.
- Vitousek, P. M., Howarth, R. W., 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13, 87-115.
- Wallace, L. L., 1987. Effects of clipping and soil compaction on growth, morphology, and mycorrhizal colonization of *Scizachyrium scoparium*, a C4 bunch grass. *Oecologia* 72, 423-428.
- WallisDeVries, M. F., Bakker, J. P., Van Wieren, S. E., editors. 1998. *Grazing and conservation management*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, The Netherlands.
- Wardle, D. A., Bonner, K. I., Barker, G. M., 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* 16, 585-595.
- Wardle, D. A., Barker, D. J., Bonner, K. I., Nicholson, K. S., 1998. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology* 86, 405-420.
- Weatherburn, M. W., 1967. Phenol-hypochlorite reaction for determination of ammonia. *Analytical Chemistry* 39, 971-974.
- Wedin, D. A., 1995. Species, nitrogen, and grasslands dynamics: the constraints of stuff. *In*: Jones, C. G. and Lawton, J. H. (eds), *Linking species and ecosystems*. Chapman & Hall, New York, pp. 253-262.
- Williams, B. L., Dawson, L. A., Grayston, S. J., Shand, C. A., 2003. Impact of defoliation on the distribution of 15N-labelled synthetic sheep urine between shoots and roots of *Agrostis capillaris* and soil N pools. *Plant and Soil* 251, 269-278.
- Zacheis, A., Ruess, R. W., Hupp, J. W., 2002. Nitrogen dynamics in an Alaskan salt marsh following spring use by geese. *Oecologia* 130, 600-608.
- Zak, D. R., Tilman, D., Parmenter, R. R., Rice, C. W., Fisher, F. M., Vose, J., Milchunas, D. G., Martin, C. W., 1994. Plant production and soil microorganisms in late-successional ecosystems: a continental-scale study. *Ecology* 75, 2333-2347.
- Zak, D. R., Pregitzer, K. S., Curtis, P., Teeri, J. A., Fogel, R., Randlett, D. L., 1993. Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles in forested ecosystems. *Plant and Soil* 151, 105-117.

- Zaman, M., Di, H. J., Cameron, K. C., 1999a. A field study of gross rates of N mineralization and nitrification and their relationships to microbial biomass and enzyme activities in soils treated with dairy effluent and ammonium fertilizer. *Soil Use and Management* 15, 188-194.
- Zaman, M., Di, H. J., Cameron, K. C., Frampton, C. M., 1999b. Gross nitrogen mineralization and nitrification rates and their relationships to enzyme activities and the soil microbial biomass in soils treated with dairy shed effluent and ammonium fertilizer at different water potentials. *Biology and Fertility of soils* 29, 178-186.
- Zelles, L., Adrian, P., Bai, Q. Y., Stepper, K., Adrian, M. V., Fisher, K., Maier, A., Ziegler, A., 1991. Microbial activity measured in soils stored under different temperature and humidity conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 23, 962-995.

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

pages FIGURES

- 6 **Figure 1.1.** Flux d'éléments et effets indirects dans un système pâturé (d'après Bakker *et al.*, 2004).
- 6 **Figure 1.2.** Différents modèles concernant le rôle des herbivores, des plantes et des décomposeurs dans le cycle des nutriments d'un écosystème.
- 8 **Figure 1.3.** Modèle conceptuel du type de ressources limitantes le long d'un gradient de précipitation dans les écosystèmes tempérés (d'après Burke *et al.*, 1998).
- 8 **Figure 1.4.** Exemple de la place centrale d'une caractéristique fonctionnelle de la végétation : rôle du ratio C/N faible des espèces végétales dominantes dans le fonctionnement des prairies naturelles humides nord-américaines (d'après Wedin, 1995).
- 10 **Figure 1.5.** Influence des espèces végétales sur le cycle de l'azote (d'après Knops *et al.*, (2002).
- 14 **Figure 1.6.** Conséquences fonctionnelles de l'impact du pâturage sur la végétation.
- 20 **Figure 2.1.** Localisation du Marais Poitevin et du communal des Magnils-Reigniers.
- 22 **Figure 2.2.** Schéma du modèle biologique d'organisation spatiale des prairies communales (d'après Bouzillé, 1992 ; Tournade, 1993).
- 24 **Figure 2.3.** Carte du dispositif expérimental des Magnils-Reigniers
- 26 **Figure 2.4.** Recouvrement des différents patchs de végétation au sein des enclos pâturés par des bovins (B2 et B2d) ou par des équins (E2 et E2d).
- 34 **Figure 3.1A.** Gradient continu et spatialement explicite. **B.** Gradient spatialement discontinu.
- 40 **Figure 3.2.** Taux d'utilisation de la biomasse disponible par les herbivores dans les différents patchs de végétation mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophile (H).
- 40 **Figure 3.3.** Quantité de végétation prélevée par les herbivores ($g \text{ de MS m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) dans les différents patchs de végétation mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophile (H).
- 42 **Figure 3.4.** Evolution de la biomasse végétale aérienne ($g \text{ MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs mésophiles en exclos au cours de la saison de pâturage.
- 42 **Figure 3.5.** Evolution de la biomasse végétale aérienne ($g \text{ MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs mésophiles pâturés au cours de la saison de pâturage.
- 44 **Figure 3.6.** Evolution de la biomasse végétale aérienne ($g \text{ MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs mésophiles en exclos au cours de la saison de pâturage.
- 44 **Figure 3.7.** Evolution de la biomasse végétale aérienne ($g \text{ MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs méso-hygrophiles pâturés au cours de la saison de pâturage.
- 45 **Figure 3.8.** Evolution de la biomasse végétale aérienne ($g \text{ MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs mésophiles en exclos au cours de la saison de pâturage.
- 45 **Figure 3.9.** Evolution de la biomasse végétale aérienne ($g \text{ MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) au sein des différents patchs mésophiles pâturés au cours de la saison de pâturage.
- 46 **Figure 3.10.** Compaction des sols, estimée par résistance à la pénétration ($\text{MPa} \pm \text{ES}$), des différents patchs de végétation mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophile (H).
- 48 **Figure 3.11A.** Teneur en eau des sols des patchs pâturés mésophiles, **B.** méso-hygrophiles **C.** et hygrophiles.
- 50 **Figure 3.12.** Ratio C/N du sol ($\pm \text{ES}$) des différents patchs de végétation mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophile (H).
- 50 **Figure 3.13.** Pourcentage d'azote total du sol ($\pm \text{ES}$) des différents patchs de végétation mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophile (H).
- 52 **Figure 3.14.** Densité de fèces ($\text{nb de fèces m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) des patchs pâturés par des équins (carrés noirs) ou par des bovins (triangles gris) en fonction de l'intensité de pâturage exercé sur le patch.
- 64 **Figure 4.1.** Taux de minéralisation moyens ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) au cours de la saison de végétation en l'absence de pâturage (A), dans les enclos pâturés par des bovins (B) et dans les enclos pâturés par des équins (C).
- 66 **Figure 4.2.** Taux de nitrification moyens ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) au cours de la saison de végétation en l'absence de pâturage (A), dans les enclos pâturés par des bovins (B) et dans les enclos pâturés par des équins (C).
- 68 **Figure 4.3.** Taux de minéralisation nette mensuels ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) au cours de la saison de croissance entre les patchs de végétation des communautés mésophiles pâturées par des chevaux (A), pâturées par des bovins (B), des communautés méso-hygrophiles pâturées par des chevaux (C) et par des bovins (D).

- 70 **Figure 4.4.** Taux de minéralisation nette totaux ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) de mars à juillet au sein des différents patchs pâturés et non pâturés des communautés mésophiles (A) et méso-hygrophiles (B).
- 70 **Figure 4.5.** Taux de minéralisation nette totaux ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) de mars à juillet en absence de pâturage, dans les zones pâturées sans fèces et dans les zones pâturées avec des fèces au sein des communautés mésophiles (A) et méso-hygrophiles (B).
- 84 **Figure 5.1.** Fréquence de différents types biologiques au sein des patchs de végétation mésophiles (M), méso-hygrophile (Mh) et hygrophiles (H).
- 84 **Figure 5.2A.** Production primaire aérienne nette ($\text{g MS m}^{-2} \text{ j}^{-1} \pm \text{ES}$) des différents patchs de végétation des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H).
- 86 **Figure 5.2B.** Ratio C/N ($\pm \text{ES}$) de la biomasse végétale aérienne des différents patchs de végétation des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H).
- 86 **Figure 5.2C.** Taux de minéralisation nette de l'azote du sol ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec jour}^{-1} \pm \text{ES}$) des différents patchs de végétation des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H).
- 90 **Figure 5.3A.** Production primaire (PPNA) des patchs de végétation pâturés ($\text{g MS m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) en fonction de la PPNA des patchs de végétation protégés pour la saison.
- 90 **Figure 5.3B.** C/N de la végétation aérienne des patchs en fonction du C/N de la végétation aérienne des patchs protégés pour la saison.
- 92 **Figure 5.4A.** Production primaire aérienne nette ($\text{g MS m}^{-2} \text{ j}^{-1} \pm \text{ES}$) des différents patchs de végétation dans les exclos de court terme (gris) et de la végétation de l'exclos de long terme (noir) des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H).
- 92 **Figure 5.4B.** Ratio C/N ($\pm \text{ES}$) de la biomasse végétale aérienne des différents patchs de végétation dans les exclos de court terme (gris) et de la végétation de l'exclos de long terme (noir) des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H).
- 94 **Figure 5.5.** Similarité (Indice de Soerensen) de la composition floristique entre les patchs pâturés et la végétation de l'exclos à long terme en fonction de l'intensité du pâturage.
- 94 **Figure 5.6.** Ratio C/N des litières végétale ($\pm \text{ES}$) des différents patchs en exclos de court terme (gris), des patchs pâturés (blanc) et de la végétation de l'exclos de long terme des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H) pendant la saison de pâturage la saison de pâturage (15 juin).
- 96 **Figure 5.7A.** Quantité de litière végétale au sol ($\text{g MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) des différents patchs (gris) et de la végétation de l'exclos de long terme des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H) avant le début de la saison de pâturage (10 avril).
- 96 **Figure 5.7B.** Quantité de litière végétale au sol ($\text{g MS m}^{-2} \pm \text{ES}$) des différents patchs en exclos de court terme (gris), des patchs pâturés (blanc) et de la végétation de l'exclos de long terme des communautés mésophile (M), méso-hygrophile (Mh) et Hygrophile (H) pendant la saison de pâturage la saison de pâturage (25 juin).
- 98 **Figure 5.8A.** Minéralisation nette de l'azote du sol ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$) en fonction de la production primaire de la végétation ($\text{g MS m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). En encart : relation entre minéralisation et PPN selon la présence ou non de fèces.
- 98 **Figure 5.8B.** Minéralisation nette de l'azote du sol ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$) en fonction du ratio C/N de la végétation. En encart : relation entre minéralisation et C/N selon la présence ou non de fèces.
- 114 **Figure 6.1A.** Teneur en azote minéral du sol ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C.g}^{-1} \text{ sol sec}$).
- 114 **Figure 6.1B.** Variations des teneur en azote minéral du sol ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C g}^{-1} \text{ sol sec}$) et de la qualité des litières.
- 116 **Figure 6.2.** Biomasse N microbienne ($\mu\text{g N.g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C.g}^{-1} \text{ sol sec}$).
- 116 **Figure 6.3.** Taux de minéralisation nette de l'azote par unité de biomasse microbienne N ($\pm \text{ES}$) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C.g}^{-1} \text{ sol sec}$).
- 118 **Figure 6.4.** Activité microbienne globale ($\mu\text{g de FDA dégradé.h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ sol} \pm \text{ES}$) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C.g}^{-1} \text{ sol sec}$).
- 118 **Figure 6.5.** Taux d'activité microbienne globale par unité de biomasse microbienne N ($\pm \text{ES}$) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C.g}^{-1} \text{ sol sec}$).
- 120 **Figure 6.6.** Teneur en azote organique du sol ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ sol sec} \pm \text{ES}$) en fonction de la quantité de carbone contenue dans la litière ($\mu\text{g C g}^{-1} \text{ sol sec}$).
- 136 **Figure 7.1.** Production primaire aérienne moyenne ($\text{g MS.m}^{-2} \text{ j}^{-1} \pm \text{ES}$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation.
- 136 **Figure 7.2.** Production primaire aérienne ($\text{g MS m}^{-2} \text{ j}^{-1} \pm \text{ES}$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation.
- 140 **Figure 7.3.** Taux de croissance moyen de la biomasse aérienne ($\text{j}^{-1} \pm \text{ES}$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation.

- 140 **Figure 7.4.** Taux de croissance de la biomasse aérienne ($j^{-1} \pm ES$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation.
- 142 **Figure 7.5.** Ratio C/N moyen de la biomasse végétale aérienne ($\pm ES$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation.
- 142 **Figure 7.6.** Ratio C/N de la biomasse végétale aérienne ($\pm ES$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation.
- 144 **Figure 7.7.** Biomasse de racines fines ($mg\ MS.cm^{-3} \pm ES$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation.
- 144 **Figure 7.8.** Biomasse de rhizomes ($mg\ MS.cm^{-3} \pm ES$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation.
- 146 **Figure 7.9.** Biomasse végétale souterraine totale ($mg\ MS.cm^{-3} \pm ES$) des groupements végétaux des communautés mésophiles et méso-hygrophiles en fonction de la fréquence de défoliation.
- 148 **Figure 7.10.** Pourcentages de recouvrement ($\pm ES$) en fin d'expérience de sol nu (noir), de végétation verte (blanc) et de végétation sèche (gris) dans les groupements mésophiles (A) et méso-hygrophiles (B) en fonction du traitement de défoliation.
- 150 **Figure 7.11.** Evolution de la hauteur moyenne de la végétation (cm) au cours de l'expérience dans les différents groupements de végétation selon les traitements expérimentaux.
- 160 **Figure 8.1.** Réponses des microorganismes aux entrées de litières végétales.
- 166 **Figure 8.2.** Impact du gradient d'intensité de pâturage sur la production primaire : deux scénarii différents selon les communautés végétales.

TABLEAUX

- 27 **Tableau 2.1.** Pourcentage de recouvrement des différents types de patchs au sein des enclos pâturés.
- 27 **Tableau 2.2.** Patchs retenus dans cette étude (d'après Loucougaray 2003)
- 28 **Tableau 2.3.** Espèces caractéristiques de la composition floristique des différents patchs retenus dans cette étude (d'après Loucougaray 2003).
- 36 **Tableau 3.1.** Pourcentages de recouvrement ($\pm ET$) des espèces végétales des patchs mésophiles.
- 37 **Tableau 3.2.** Pourcentages de recouvrement ($\pm ET$) des espèces végétales des patchs hygrophiles.
- 38 **Tableau 3.3.** Pourcentages de recouvrement ($\pm ET$) des espèces végétales des patchs méso-hygrophiles.
- 41 **Tableau 3.4.** Comparaison de (1) l'intensité de pâturage estimée sur la base de la structure de végétation par Loucougaray (2003) et de (2) l'intensité du prélèvement mesurée dans cette étude pour chacun des patchs de végétation.
- 60 **Tableau 4.1.** Description de la hauteur de végétation, du cycle de vie dominant et du traitement de pâturage caractérisant les patchs de végétation.
- 60 **Tableau 4.2.** Valeurs de F de l'ANOVA testant les effets de la date (mars, avril, mai, juin, juillet), du type de communauté végétale (M, Mh) et du type d'herbivore (bovins ou équins ; pour les enclos pâturés) sur les taux mensuels de minéralisation nette de l'azote selon le pâturage.
- 62 **Tableau 4.3.** Effets de la date d'échantillonnage (mars, avril, mai, juin, juillet) et du type de patch de végétation sur les taux mensuels de minéralisation nette de l'azote du sol (ANOVA factorielle).
- 62 **Tableau 4.4.** Effets du traitement de pâturage (non pâturé, pâturé par des bovins ou pâturé par des équins) et du type de patch sur le taux de minéralisation nette total sur la saison au sein des communautés mésophiles et méso-hygrophiles (ANOVA hiérarchique avec le traitement de pâturage comme facteur de premier niveau).
- 82 **Tableau 5.1.** Principales caractéristiques des patchs étudiés.
- 88 **Tableau 5.2.** Production primaire nette aérienne ($g\ MS\ m^{-2}\ j^{-1} \pm ET$) et ratio C/N ($\pm ET$) de la biomasse végétale aérienne des trois communautés végétales, en situation pâturée, en exclos de court terme et en exclos de long terme.
- 88 **Tableau 5.3.** Résultats des ANOVAs hiérarchiques testant l'effet du type de communauté végétale (facteur de niveau principal) et des patchs sur la production primaire (PPNA), le ratio C/N et le taux de minéralisation de l'azote en situation pâturée.
- 88 **Tableau 5.4.** Résultats des ANOVAs testant les effets des patchs et de la protection vis-à-vis des herbivores (pâturé vs. exclos de court terme) sur la production primaire (PPNA) et le ratio C/N de la végétation.
- 109 **Tableau 6.1.** Caractéristiques du sol et des litières végétales
- 110 **Tableau 6.2.** Quantité de litière, d'azote et de carbone incorporées au sol pour les différents traitements
- 112 **Tableau 6.3.** Résultats des ANOVA testant les effets croisés de la quantité et de la qualité de la litière sur différents processus du sol.

- 112** **Tableau 6.4.** Corrélations (r , corrélation de Pearson) entre différents paramètres du sol et des litières mesurés durant l'expérience.
- 132** **Tableau 7.1.** Principales caractéristiques des patchs de végétation échantillonnés
- 134** **Tableau 7.2.** Abondance des espèces végétales au sein des différents patchs de végétation des communautés mésophile et méso-hygrophile.
- 138** **Tableau 7.3.** Effets du type de communauté végétale et de la fréquence de coupe sur les paramètres de la végétation (ANOVA factorielle).
- 138** **Tableau 7.4.** Effets de l'histoire de pâturage des patchs et de la fréquence de coupe sur des paramètres de végétation et de sol pour les communautés mésophiles et méso-hygrophiles.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE	1
1. STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT D'UN ECOSYSTEME PATURE	3
1.1. Dynamique et structuration des communautés végétales en réponse à un gradient de pâturage	3
1.2. Liens entre structure et fonctions des organismes	4
1.3. Impact du pâturage sur les flux de matière et d'énergie	5
2. PROBLEMATIQUE ET HYPOTHESES	7
2.1. Liens entre structure de végétation et fonctionnement	7
2.2. Conséquences du patron de végétation sur les processus du sol : interactions plantes – sol	9
2.3. Régulation des flux d'éléments par le pâturage : interactions herbivores plantes	11
3. ORGANISATION DU MANUSCRIT	13
PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL	17
1. LES MARAIS COMMUNAUX DU MARAIS POITEVIN	19
2. LE MODELE BIOLOGIQUE	21
3. DISPOSITIF EXPERIMENTAL DES MAGNILS-REIGNIERS	23
4. PATRON SPATIAL DE VEGETATION	25
CHAPITRE I : CARACTERISATION D'UN GRADIENT SPATIAL D'INTENSITE DE PATURAGE	31
1. INTRODUCTION	33
2. MATERIELS ET METHODES	39
2.1. Localisation	39
2.2. Prélèvement de biomasse par les herbivores	39
2.3. Dépôt de fèces et piétinement	43
2.4. Caractéristiques abiotiques des sols	43
3. RESULTATS ET DISCUSSION	43
3.1. Intensité de pâturage et prélèvement de biomasse	43
3.2. Biomasse végétale	47
3.3. Caractéristiques des sols	49
3.4. Densité de dépôt de fèces	51
4. CONCLUSION	51

CHAPITRE II :
CONSEQUENCE DU PATRON DE PATURAGE ET DE
LA STRUCTURE DE VEGETATION SUR LES VARIATIONS
SPATIALES DE LA MINERALISATION NETTE DE L'AZOTE **53**

RESUME	55
1. INTRODUCTION	57
2. MATERIELS ET METHODES	58
2.1 Site d'étude	58
2.2 Modèle biologique	59
2.3 Echantillonnage	61
2.4 Mesure de l'azote minéral du sol	61
2.5 Analyses des données	63
2.5.1. <i>Taux mensuels de minéralisation nette</i>	63
2.5.2. <i>Minéralisation nette totale de la saison</i>	63
3. RESULTATS	65
3.1. Variation du taux mensuel de minéralisation nette	65
3.1.1 <i>Variation des taux de minéralisation entre les communautés mésophiles</i> <i>et méso-hygrophiles</i>	65
3.1.2. <i>Variations au sein de chaque communauté</i>	65
3.2 Minéralisation nette totale de la saison	67
3.2.1. <i>Replats</i>	67
3.2.2. <i>Pentes</i>	67
3.2.3. <i>Influence des fèces</i>	67
4. DISCUSSION	69
5. CONCLUSION	72

CHAPITRE III :
RELATIONS ENTRE L'INTENSITE DE PATURAGE,
LA PRODUCTION PRIMAIRE ET LES PROCESSUS DU SOL **75**

RESUME	77
1. INTRODUCTION	78
2. MATERIELS ET METHODES	80
2.1. Site d'étude	80
2.2. Echantillonnage	81
2.3. Mesures de végétation et du sol	81
2.3.2. <i>Composition spécifique</i> 83	
2.3.3. <i>Ratio C/N</i> 85	
2.3.4. <i>Taux de minéralisation nette de l'azote du sol</i>	85
2.4. Analyse des données	87
3. RESULTATS	87
3.1. Paramètres fonctionnels de la végétation pâturée	87
3.2. Influence à court terme du pâturage	89
3.3. Influence à long terme du pâturage : l'effet des « assemblages d'espèces »	91
3.4. Liens entre la minéralisation et les paramètres de la végétation	93

4. DISCUSSION	95
4.1. Variations de paramètres fonctionnels de la végétation selon l'intensité du pâturage	95
4.2. Influences à court et long terme du pâturage	97
4.3. Liens entre paramètres fonctionnels de la végétation et processus du sol	100
5. CONCLUSION	101

CHAPITRE IV : INFLUENCE DE LA QUANTITE ET DE LA QUALITE DE LA LITIERE VEGETALE SUR LES PROCESSUS DU SOL

103

RESUME	105
1. INTRODUCTION	107
2. MATERIELS ET METHODES	109
2.1. Sol	109
2.2. Litières végétales	109
2.3. Incubations	110
2.4. Mesures en fin d'expérience	111
2.4.1. <i>Analyses du sol</i>	111
2.4.2. <i>Teneur en azote minéral du sol</i>	111
2.4.3. <i>Biomasse N microbienne du sol</i>	111
2.4.4. <i>Activité microbienne globale</i>	113
2.5. Analyses statistiques	113
3. RESULTATS	115
3.1. Teneurs du sol en azote minéral	115
3.2. Biomasse microbienne N	117
3.3. Activité microbienne globale	117
3.4. Azote organique du sol	119
4. DISCUSSION	119
4.1. Biomasse microbienne	119
4.2. Taux de minéralisation de l'azote	121
5. CONCLUSION	123

CHAPITRE V : INFLUENCE DE LA COMPOSITION SPECIFIQUE ET DE LA FREQUENCE DE DEFOLIATION SUR LA REPONSE FONCTIONNELLE DE LA VEGETATION

125

RESUME	127
1. INTRODUCTION	129
2. MATERIELS ET METHODES	131
2.1. Site d'étude	131
2.2. Echantillonnage de la végétation	132
2.3. Protocole expérimental	132
2.4. Mesures de la végétation	133
2.4.1. <i>Biomasse végétale aérienne</i>	133
2.4.2. <i>Biomasse racinaire</i>	133

2.4.3. <i>Ratio C/N biomasse végétale</i>	135
2.4.4. <i>Composition spécifique</i>	135
2.4.5. <i>Mesures complémentaires</i>	135
2.5. Analyses statistiques	135
3. RESULTATS	137
3.1. Production végétale	137
3.1.1. <i>Production primaire</i>	137
3.1.2. <i>Taux de croissance</i>	139
3.2. Ratio C/N de la biomasse végétale aérienne	139
3.3. Biomasse souterraine	139
3.4. Structure de la végétation	141
3.4.1. <i>Structure et composition spécifique</i>	141
3.4.2. <i>Recouvrement de la végétation</i>	143
3.4.3. <i>Evolution des hauteurs de végétation au cours de l'expérience</i>	143
3.4.4. <i>Caractéristiques et variations intraspécifiques des espèces</i>	143
4. DISCUSSION	145
4.1. Impact de la défoliation sur la végétation	145
4.2. croissance compensatoire	147
4.3. Influence de l'histoire de pâturage	149
4.4. Impact de l'histoire de pâturage sur la réponse à la fréquence de coupe	151
5. CONCLUSION	153
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	155
1. STRUCTURE SPATIALE DE VEGETATION ET CYCLE DE L'AZOTE	157
2. REPONSES DES MICROORGANISMES AUX ENTREES DE MATIERE ORGANIQUE VERS LE SOL ET DYNAMIQUE DE L'AZOTE	159
3. CONSEQUENCES FONCTIONNELLES DES MODIFICATIONS DE COMPOSITION SPECIFIQUE	162
4. REPONSE DE LA VEGETATION A LA DEFOLIATION	165
5. CONCLUSIONS	169
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	171
LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX	183
FIGURES	185
TABLEAUX	187
TABLE DES MATIERES	189
ABSTRACT	
RESUME	

THESIS - UNIVERSITY OF RENNES (FRANCE)

HETEROGENEITY OF THE VEGETATION AND OF THE GRAZING : FUNCTIONAL CONSEQUENCES IN NATURAL GRASSLAND

N° Ordre : 3502 – Soutenue le 12 décembre 2006

Nicolas Rossignol

Equipe Dynamique des Communautés

UMR CNRS 6553 ECOBIO

Campus de Beaulieu

35042 RENNES Cedex

Abstract :

Grazing influence the primary productivity and the quality of the vegetation and can influence the fluxes of elements and the biogeochemical cycles. The consequences of this interaction between herbivores, plants and soil on the functioning of the ecosystems could vary because the impact of grazing on the functions of the vegetation is depending on the plant communities and the grazing intensity. The objective of this thesis is to analyze the impact of a grazing intensity gradient on the functioning of a humid grassland. The biological model of this study is a grassland of the Marais Poitevin (France) which is grazed since the 10th century. Three plant communities occur in this grassland and the spatial variations of grazing intensity led to the creation of a patchwork of plant patches within each plant community.

Within each plant community, the grazing intensity gradient led to a spatial heterogeneity of the functional processes of the grassland linked to the heterogeneity of the vegetation. Along the grazing gradient, primary productivity decreases while the quality of the vegetation increases and the net N mineralisation rate increases. Within each plant community, the range of the nitrogen cycle variations appears to be linked to the range of the variations of the vegetation functions. The impact of grazing on the vegetation functions was driven by two main mechanisms.

The long-term effect of grazing influences the floristic composition of the plant communities and thus influences the vegetation functions. The grazing gradient led to a wide modification of the floristic composition of the plant communities. The effect of this grazing gradient on the vegetation functions was more important when the dominant plant functional types in ungrazed conditions, perennial monocots, was replaced by annual monocots and dicots.

In grazed situation, the functions of the vegetation were influenced by the plants' responses to the defoliation. Defoliation stimulated the growth rate of the vegetation. The intensity of this stimulation was strongest with the low frequency of defoliation and allowed a compensatory growth which differ amongst the patches. This response was characteristic of each plant patch. The interaction between defoliation frequency and floristic composition led, along the grazing gradient, to a more important decrease of primary productivity within the meso-hygrophilous plant community than within the mesophilous one.

The impact of the grazing gradient on the functions of the vegetation drives the quantity and the quality of the inputs of organic matter through the soil and leads to an effect on the net N mineralisation rate. The quantity of carbon inputs appeared to control the soil microbial growth and to stimulate the nitrogen microbial immobilisation which led to a decrease of the mineral nitrogen pool available for the plants. Consequently, the reduction of plant litter inputs along the grazing gradient led to a stimulation of the net N mineralisation rate. The stability or the change of the functions of the vegetation, in terms of primary productivity and vegetation quality, along the grazing gradient appears to drive the impact of grazing on the biogeochemical cycles.

keywords : biogeochemical cycles; grazing gradient; herbivores-plants-soil interactions; humid grassland; plant mosaics; net N mineralisation rate; primary productivity; vegetation quality.

THESE DE L'UNIVERSITE DE RENNES1

HETEROGENEITE DE LA VEGETATION ET DU PATURAGE : CONSEQUENCES FONCTIONNELLES EN PRAIRIE NATURELLE

N° Ordre : 3502 – Soutenue le 12 décembre 2006

Nicolas Rossignol

Equipe Dynamique des Communautés

UMR CNRS 6553 ECOBIO

Campus de Beaulieu

35042 RENNES Cedex

Résumé :

Le pâturage influence la production primaire et la qualité de la végétation et peut, ainsi, avoir un impact sur les flux d'éléments et les cycles biogéochimiques. La conséquence de cette interaction entre herbivores, plantes et sol sur le fonctionnement d'un écosystème peut être variée car l'impact du pâturage sur les fonctions de la végétation dépend des communautés végétales ainsi que de l'intensité du pâturage. L'objectif de cette thèse est d'analyser l'impact d'un gradient d'intensité de pâturage sur le fonctionnement d'une prairie humide. Le modèle biologique de cette étude est une prairie du Marais Poitevin, pâturée depuis le X^e siècle. Trois communautés végétales coexistent au sein de cette prairie, et les variations spatiales de l'intensité du pâturage ont conduit à la création d'une mosaïque de patches de végétation au sein de chacune de ces communautés.

Le gradient spatial d'intensité de pâturage conduit, au sein de chaque communauté, à une hétérogénéité spatiale des processus fonctionnels de la prairie en lien avec l'hétérogénéité de la végétation. De façon générale, on observe le long du gradient croissant d'intensité de pâturage, une diminution de la production primaire, une augmentation de la qualité de végétation ainsi qu'une augmentation du taux de minéralisation nette de l'azote du sol. Au sein de chaque communauté végétale, l'amplitude des variations spatiales du cycle de l'azote apparaît liée à l'amplitude des variations des fonctions de la végétation. L'impact de l'intensité du pâturage sur les fonctions de la végétation découle de deux mécanismes principaux.

L'effet à long terme du pâturage influence la composition floristique de la végétation et se répercute sur les fonctions de la végétation. Le gradient croissant d'intensité de pâturage conduit à une modification importante de la composition floristique des communautés végétales. L'impact de ce gradient sur les fonctions de la végétation est plus important lorsque les types fonctionnels dominants en situation non pâturés, des graminéoïdes pérennes, sont remplacés par d'autres types fonctionnels, des annuelles et des dicotylédones.

En situation pâturée, les fonctions de la végétation sont modulées par une réponse de la végétation à la coupe. La défoliation stimule le taux de croissance de la végétation des patches. L'intensité de cette stimulation est maximale pour une fréquence de coupe faible et permet une compensation plus ou moins forte de l'impact négatif de la coupe sur la production primaire. Cette réponse est caractéristique de chaque composition floristique. L'interaction entre les effets de la fréquence de défoliation et de la composition floristique conduit à observer, le long du gradient de pâturage, une diminution de production primaire beaucoup plus importante au sein de la communauté méso-hygrophile qu'au sein de la communauté mésophile.

L'impact du gradient de pâturage sur les fonctions de la végétation détermine la qualité et la quantité des entrées de matière organique vers le sol et conduit à un impact sur le processus de minéralisation nette de l'azote. En particulier, la quantité de carbone en provenance de la litière végétale apparaît soutenir la croissance microbienne et stimuler le taux d'immobilisation de l'azote par les microorganismes ce qui diminue la quantité d'azote minéral disponible pour la végétation. En conséquence, la réduction des entrées de litières le long du gradient de pâturage conduit à une stimulation du taux de minéralisation nette de l'azote du sol. La stabilité ou la modifications des fonctions de production primaire et de qualité de végétation le long du gradient de pâturage conditionne donc l'impact du pâturage sur les cycles biogéochimiques.

Mots clés : cycles biogéochimiques; gradient de pâturage; interactions herbivores-plantes-sol; minéralisation nette de l'azote; mosaïques végétales; prairie humide; production primaire; qualité de végétation.